АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ VOLUME XXIV ВЫП. FASC. 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1945

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF

ВЫПУСК 5 **ТОМ XXIV** 1945

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина Государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

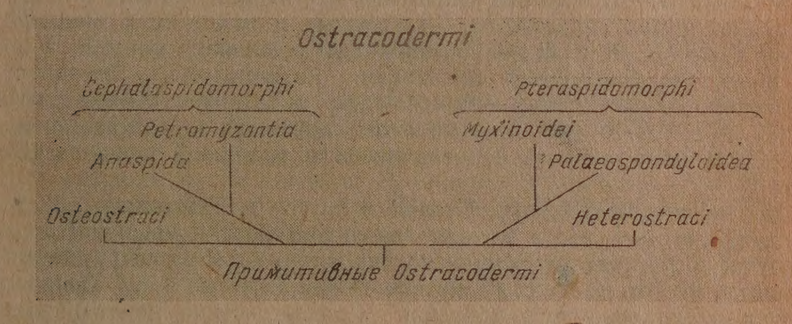
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 5

ЭВОЛЮЦИЯ AGNATHA

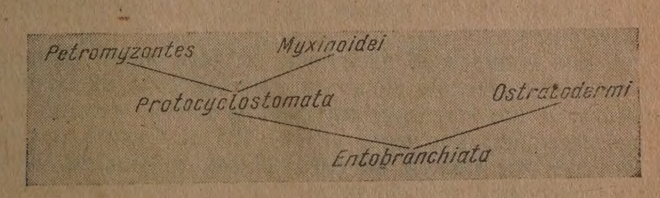
Дм. ОБРУЧЕВ
Палеонтологический институт Академии Наук СССР

1. Введение

Agnatha в современном понимании, установившемся после работы Стеншё (Stensiö [24]), состоят из двух групп, на первый взгляд резко различных: 1) панцырных, объединяемых под названием Ostracodermi, господствовавших в силуре и исчезнувших к концу девона, и 2) ныне живущих круглоротых, Cyclostomi, неизвестных в ископаемом состоянии, за исключением девонского Palaeospondylus. Отношения этих двух групп между собой трактуются различно разными авторами. Стеншё [24, 25] держится полифилетической точки зрения на происхождение круглоротых, связывая в одной ветви миног, а в другой — миксин с разными ископаемыми группами бесчелюстных:



А. Н. Северцов [23] не считает возможным выводить круглоротых из панцырных и сводит их к общим предкам:



При этом Anaspida с сомнением связываются с другой группой позвоночных, Ectobranchiata.

Таковы две крайние точки зрения. Подробнее историю развития взглядов на эволюцию и систематику агнат можно найти в работах Стеншё [24], Киер и Гейнц (Kiaer and Heintz [18]), Гросс (Gross [12]). В схеме Стеншё наиболее резко выражено разделение как круглоротых, так и панцырных на две группы.

Из деления агнат, с одной стороны, на Ostracodermi и Cyclostomi, а с другой — на Cephalaspidomorphi и Pteraspidomorphi, вытекают те основные вопросы, на которые должна ответить предлагаемая работа:

1. Каковы филетические взаимоотношения Ostracodermi и Cyclostomi? Можно ли выводить одних из других или нужно искать общих предков обеих групп?

2. Являются ли современные Cyclostomi группой полифилетической или нет?

3. Каковы взаимоотношения Cephalaspidomorphi и Pteraspidomorphi, а также отдельных групп внутри этих классов?

4. Решение этих вопросов упирается в четвертый вопрос — о судьбе скелета. Шла ли эволюция агнат путем распадения и редукции наружного скелета и внутренних окостенений или путем укрупнения и слияния мелких элементов?

Странным образом, существуют именно эти две противоположные теории эволюции скелета, но обычно как-то упускается из виду, что последняя могла итти в разных линиях и в разное время различными путями. Кажется, только Зых (Zych [28]) указывает, что позднейший распад панцыря не исключает его первоначального срастания, и Гейнц [15] считает, что в разные периоды эволюции какой-либо группы может преобладать тот или иной процесс.

Классическая теория Вильямсона — Гегенбаура — Гертвига утверждает, что кости и чешуи наружного скелета позвоночных возникли путем слияния плакоидных чешуек селахоидного типа. В палеоихтиологии этот взгляд развивали особенно Траквер и Гудрич. В применении к Agnatha это значило: наиболее примитивной группой являются Thelodonti, покрытые только шагренью кожных зубов. От них в одну сторону идет линия Heterostraci, у которых в пластинках панцыря нет костных клеток. В этой линии наблюдается слияние кожных зубов во все более укрупняющиеся пластинки: Psammosteus — Drepanaspis — Pteraspis. Другая линия — Osteostraci, в панцыре которых костные клетки имеются. У них кожные зубы сливаются в мелкие пластинки, тессеры, в свою очередь спаивающиеся в сплошной панцырь (Cephalaspis).

Другие авторы (Иекель, Стеншё и другие палеонтологи последнего времени) считают, что в течение эволюции позвоночных наблюдается редукция и распадение первоначально сплошного панцыря на мелкие элементы, вплоть до полного исчезновения. Кожные зубы Thelodonti — остаток редуцированного панцыря. Соответственно переворачивается вверх корнями и вся эволюция агнат. Те же явления редукции наблюдаются и во внутреннем скелете, где кость замещается хрящем.

Происхождение Cyclostomi, естественно, оказывается различным с этих точек зрения. Если с первой это группа примитивная, то со второй — регрессивная.

Для решения вопроса об эволюции скелета агнат попробуем разобраться в онтогенетическом развитии последнего в их разных группах, т. е. применим к ископаемому материалу метод, легший в основу известных исследований Гертвига (1874—1881). Судить о развитии наружного скелета мы можем по следующим признакам, сохраняющим его следы на взрослых экземплярах:

1. Линии нарастания, возникающие при периодических или спорадических остановках или замедлениях темпа роста и очерчивающие контуры пластинок панцыря на соответствующих стадиях роста.

2. Элементы орнамента пластинок — бугорки, кожные зубы, валики, ямки. При нарастании пластинок по периферии эти элементы располагаются концентрическими кольцами и часто образуют радиальные ряды. Таким образом также очерчиваются контуры предыдущих стадий роста пластинок и намечается положение центра окостенения. При бо-

лее быстром росте пластинок в каких-нибудь направлениях элементы орнамента приобретают вытянутую форму (зоны интенсивного роста — Быстров, 1935).

3. Каналы сосудистых сплетений, пронизывающие костную ткань пластинок, расходятся радиально от центра окостенения. Так же, как элементы орнамента, они наращиваются по периферии.

4. Пожалуй, самый важный признак — сенсорные каналы системы боковой линии. Служа, наравне с другими органами чувств, организаторами костеобразования, они, как правило, проходят через центр окостенения, причем обязательно в последнем находятся их точки разветвления (Быстров, 1935). Если канал проходит по периферии какой-либо пластинки, то это значит, что он первоначально находился в коже между пластинками и включился в кость только на определенной стадии роста последней.

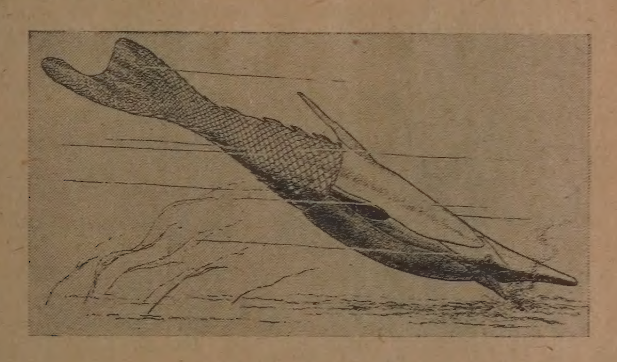


Рис. 1. Реконструкция Pteraspis, по Уайту, 193

Эти признаки, таким образом, позволяют установить: 1) положение центра окостенения, 2) контуры пластинок молодых стадий роста, 3) темпы роста в разных направлениях, 4) число пластинок, входящих в состав крупных щитов панцыря, 5) наличие на молодых стадиях непокрытых панцырем зон между пластинками и, наконец, 6) вообще наличие явлений роста в наружном скелете.

В дальнейшем изложении мы будем пользоваться следующей схемой деления Agnatha на крупные группы:

1-й класс Pteraspidomorphi
- подкласс Thelodonti
- подкласс Heterostraci

2-й класс Cephalaspidomorphi
- подкласс Osteostraci
- подкласс Anaspida

3-й класс Cyclostomi
- подкласс Myxini
- подкласс Petromysontia

inc. sedis Palaeospondylus

2. Heterostraci

В качестве представителя группы Heterostraci возьмем род Pteraspis, широко распространенный в конце силура и начале девона. Это — небольшая рыба с гипоцеркным хвостом. Передняя половина покрыта панцырем, который состоит из непарных — спинной, брюшной и ростральной — и парных — орбитальных, бранхиальных и корнуальных — пластинок; кроме того, мелкие — пинеальная и околоротовые пластинки. Жаберных отверстий по одному с каждой стороны. У более поздних форм — длинный ростр (rostrum). Удлиненные ротовые пластинки могли, повидимому, раздвигаться, образуя совок. Уайт (White [26]) предполагал, что это — совок для подгребания ила (рис. 1). Однако на осно-

вании анализа формы тела и плавников можно думать, что этот совок служил для захватывания планктона. Нет ни парных, ни непарных (кроме хвостового) плавников. Их функции отчасти выполняются неподвижными образованиями — спинным шипом и корнуальными пластинками (см. Ромер [21], рис. 22 и 22′).

Концентрическое расположение дентинных ребрышек и линий нарастания на поверхности пластинок ясно свидетельствует, что эти пластинки росли как целое, из своего центра окостенения каждая ([14],

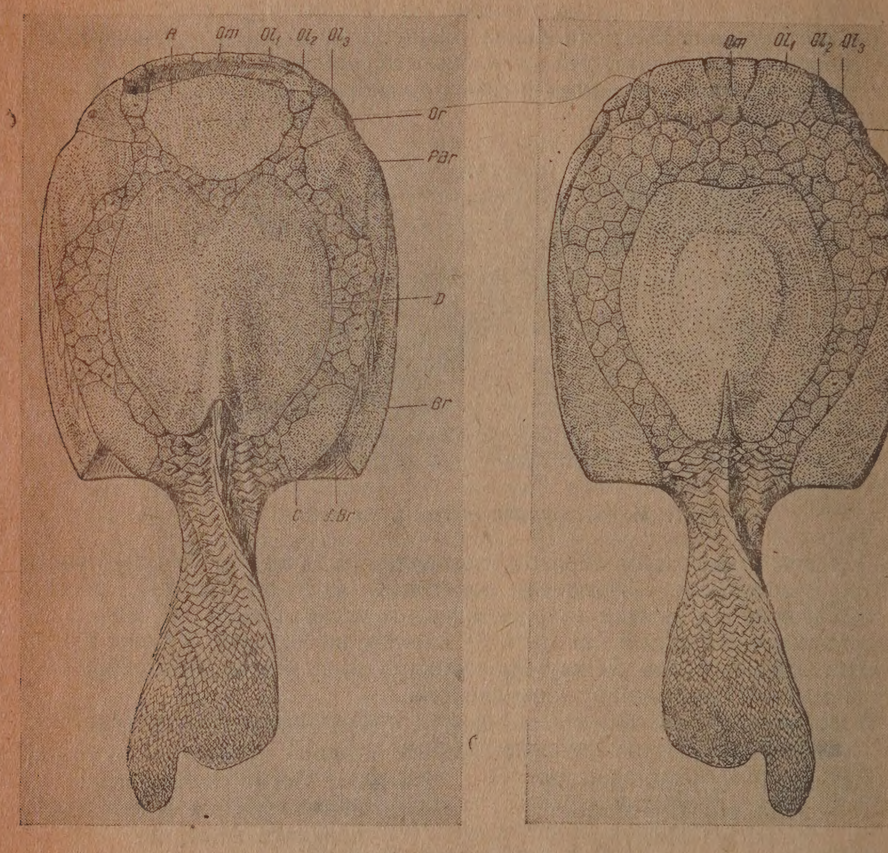


Рис. 2. Реконструкция спинной стороны Drepanaspis.

Br — бранхиальная пластинка; *C* — корнуальная; *D* — спинная; *f. Br* — жаберное отверстие; Ol_1—Ol_3 — боковые ротовые пластинки; *Om* — средняя ротовая; *Or* — орбитальная; *PBr* — пребранхиальная; *R* — ростральная

Рис. 3. Реконструкция брюшной стороны Drepanaspis. Обозначения см. рис. 2; *V* — брюшная пластинка

рис. 2d). О том же говорит расхождение спинного продольного канала боковой линии и поперечных комиссур из центра спинной пластинки ([14], рис. 2е). Однако боковой продольный канал не следует их примеру. Он включался в спинную пластинку только тогда, когда последняя достигала величины, обозначенной на рис. 2е третьей линией нарастания. Таким образом, между спинной и боковой пластинками у молодых Pteraspis располагалась зона, не покрытая панцырем. Такая же полоса имелась и на брюшной стороне, где брюшные продольные каналы проходят недалеко от боковых краев брюшной пластинки. Спинные пластинки молодых экземпляров, найденные Вл. Зыхом на Подоле,

вполне соответствуют ожиданиям [28]. На них имеются более или менее длинные отрезки спинного продольного и поперечных каналов, но еще нет бокового.

От ранних верхнесилурийских представителей рода Pteraspis произошли, с одной стороны, длинные узкие формы с вытянутым рострoм и редуцированными корнуальными пластинками (Rhinopteraspis), а с другой — широкие, плоские, с коротким рострoм и также редуцированными корнуальными пластинками (Brachipteraspis, Protaspis). Они сохраняют план строения Pteraspis.

Но от этого же ствола отделилось и другое семейство — Psammosteidae, расцветшее в девоне. У их нижнедевонского представителя, Drepanaspis, плоской рыбы с широким верхним ртом, имеются в принципе все пластинки, перечисленные для Pteraspis, но между ними располагаются зоны мелких многоугольных пластинок (рис. 2 и 3). На первый взгляд здесь действительно имеется, как это толкуют некоторые авторы, распадение пластинок на более мелкие элементы [2]. Однако, если принять во внимание, что на спинной пластинке Drepanaspis имеется только спинной продольный канал и три поперечных комиссуры [8], а бокового продольного канала нет, то нетрудно догадаться, что зоны мелких пластинок Drepanaspis соответствуют зонам, которые у молодых Pteraspis были еще не покрыты панцырем, то есть у Drepanaspis рост больших пластинок остановился на стадии, соответствующей третьей линии нарастания Pteraspis [14], а в свободных зонах появились новообразованные мелкие пластинки. Это действительно не только для бокового продольного канала, но и для брюшного продольного, для переднего брюшного, для постпинеального, вообще для всех каналов, проходящих у Pteraspis по периферии пластинок. Таким образом, вместо редукции и распадения панцыря имеется усиление его, благодаря которому облегчался индивидуальный рост, несмотря на то, что уже у



Рис. 4. Psammolepis, реконструкция брюшной (*а*) и спинной (*б*) стороны

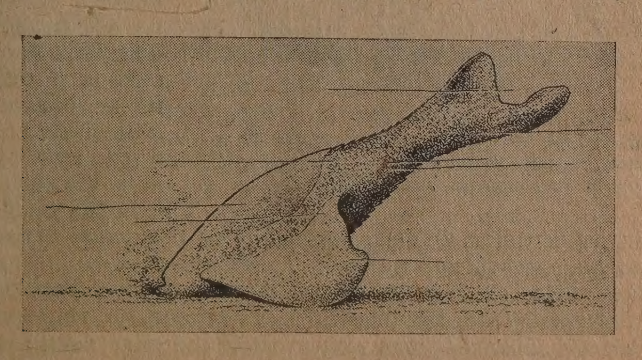


Рис. 5. Psammolepis, реконструкция сбоку

молодых особей была защищена панцырем вся поверхность тела, без уязвимых мест, имевшихся у Pteraspis. Сами пластинки стали толще.

Дальнейшая эволюция псаммостеид шла в связи с приспособлением к речной среде, куда они перешли в среднем девоне. При этом увеличивались в ширину бранхиальные пластинки [7, 8, 10], которые дважды сменили свою основную функцию — у ранних Pteraspis они только прикрывали жаберную область, у Drepanaspis превратились в горизонтальные несущие плоскости [2], у Psammolepis (рис. 4 и 5) их ширина равна длине, они загибаются книзу и, приходя в соприкосновение с субстратом, служат для опоры. В дальнейшем у Psammosteus их основание стало все больше сокращаться [7, 8], так что они превратились в узкие опорные костыли. Их опорная функция явствует 1) из изгиба в брюшную сторону всех образцов, кроме сплющенных при фоссилизации, 2) из прижизненного стирания наружного края и дистального конца (рис. 6) и 3) из стирания, у Psammolepis, и средней части брюшной пластинки, которая служила средней точкой опоры.

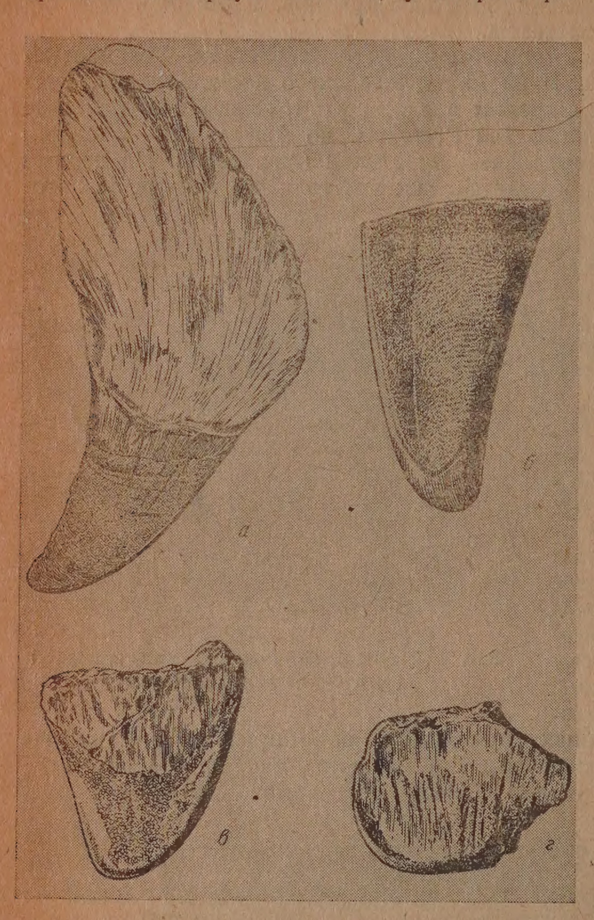


Рис. 6. Psammosteus, бранхиальная пластинка (*а*) и прижизненное стирание ее дистального конца (*б—г*). *а* уменьшено вдвое против остальных

Интересные изменения происходят во взаимоотношениях больших средних пластинок с окружающими их поясами мелких. Эти пояса расширяются путем увеличения числа пластинок, стесняя таким образом рост средних пластинок. Однако последние не прекращают своего роста, а начинают подрастать под мелкие, срастаясь с их основанием. Этот процесс начинается сначала на спинной стороне (род Tartuosteus), потом и на брюшной (род Psammolepis) и, наконец, у верхнедевонского Psammosteus он заканчивается тем, что мелкие пластинки захватывают всю поверхность крупных средних пластинок, так что последние состоят из элементов двух порядков: снаружи расположены мелкие пластинки (тессеры), покрытые концентрическими рядами кожных зубов и приросшие своим основанием к поверхности губчатого слоя крупной пластинки, которая растет под ними независимо, из своего центра окостенения. Благодаря тому, что тессеры, лежащие дальше от центра

пластинки, прирастают к ней позже, они достигают бо́льших размеров. На пластинках Psammosteus megalopteryx можно наглядно видеть, как тессеры растут, постепенно наращивая кольцо за кольцом кожных зубов.

У Psammosteus наблюдается также уменьшение величины хвостовых чешуй, явление, очевидно, ведущее к увеличению подвижности хвоста и сводящееся опять к образованию новых окостенений в промежутках между старыми, а не к «распаду» последних на мелкие элементы.

Итак, в линии Pteraspidae — Psammosteidae имеется несомненное увеличение количества кожных окостенений, ведущее к облегчению роста и движения, с одной стороны, и к лучшей бронезащите на всех стадиях роста (ср. Шмальгаузен [22]). Этот процесс ничего общего с распадом и редукцией панцыря не имеет. К середине верхнего девона Psammosteidae вымирают.

Возвращаясь обратно к верхнему силуру, мы встречаем здесь группу пораспид. Это преимущественно мелкие рыбы, похожие в общем на птераспид, но явно менее подвижные, с крупной чешуей на хвосте и с панцырем, в котором на спинной стороне имеется только один сплошной щит, соответствующий спинной, пинеальной и ростральной пластинкам Pteraspis. На внутренней поверхности спинного и брюшного щитов имеются отпечатки внутренних органов — пары носовых капсул, пинеального органа, полукружных каналов (по два с каждой стороны), продолговатого мозга, семи пар жаберных мешков и их выводящих протоков ([14], рис. 1).

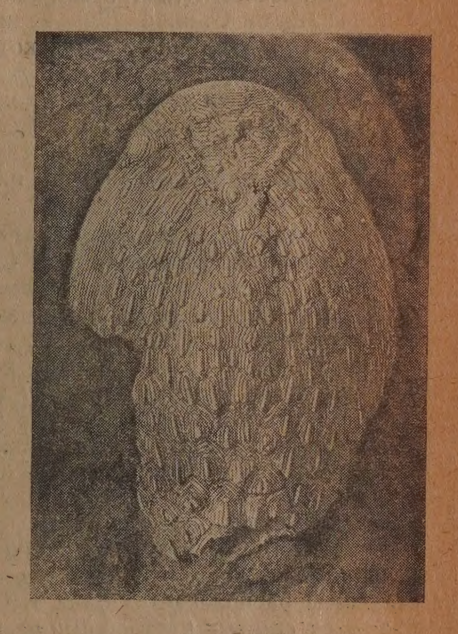


Рис. 7. Tolypelepis, спинной щит. Из Киера, 1932

В представлении современных палеонтологов Poraspidae — примитивная группа, из которой путем расчленения панцыря произошли Pteraspidae [3, 14].

Однако если присмотреться к расположению дентинных ребрышек и сенсорных каналов на их спинном щите, то сразу бросится в глаза, что первые проходят продольно, а не концентрически, а вторые ведут себя так, как будто бы никакого панцыря не имелось — продольные и поперечные каналы пересекаются под прямым углом, а не расходятся радиально. Из этого следует, что панцырь появлялся только тогда, когда взаимное положение каналов было окончательно фиксировано, то есть после окончания роста. Панцырь не рос из одного центра, а возникал сразу на всей почти поверхности туловища и головы (за исключением переднего края и орбит, где замечается параллельное краям расположение дентинных ребрышек). Таким образом, Poraspis проходил стадию голой, беспанцырной личинки [14].

Возможны два варианта в толковании филетических связей пораспид: 1) у пораспид закладка панцыря сместилась на поздние стадии онтогенеза, или 2) наоборот, у птераспид эта закладка сместилась на ранние стадии, вследствие чего появились многочисленные центры око-

стенения — процесс, продолжающийся у псаммостеид. При первом предположении пораспиды являются боковой ветвью ствола Heterostraci, при втором — они представляют предков птераспид. В последнем случае среди Heterostraci действительно имеется линия с прогрессирующим расчленением панцыря, однако осуществляется это расчленение путем гетерохронии — смещения закладки панцыря во времени — и ничего общего с редукцией его не имеет, так как приводит к тому, что панцырем покрываются уже самые молодые особи. В этом расчленении надо видеть не регрессивную, а прогрессивную эволюцию наружного скелета. Ниже мы увидим, какое из двух предположений более вероятно.

Другое доказательство редукции панцыря у птераспид сравнительно с пораспидами Стеншё [24] видит в том, что у первых исчезают те отпечатки внутренних органов, которые имеются у последних. Однако, как справедливо замечает этот же автор, внутренние слои панцыря пораспид принадлежат уже не кожному скелету, а перихондральным окостенениям внутреннего. Следовательно, исчезновение отпечатков внутренних органов связано с редукцией тех слоев перихондральной кости, которые одевали капсулы внутренних органов, а не с редукцией наружного скелета.

Гейнц [14] ставит между Poraspis и Pteraspis в ряду прогрессирующего расчленения панцыря еще Cyathaspis, у которого намечается разделение спинного щита на участки, соответствующие пластинкам Pteraspis, а дентинные ребрышки имеют «более или менее концентрическое расположение». Однако дело не так просто: 1) группа циатаспид древнее пораспид, 2) рост панцыря некоторых ее представителей протекал по совершенно другому принципу, чем у пораспид или птераспид. Лучше всего это видно у Tolypelepis (рис. 7). У него спинной щит подразделен на «чешуеобразные участки» [17]. Что это за участки? В каждом из них можно различить центральный более крупный дентинный валик (иногда два), вокруг которого концентрически, с боков и спереди (редко сзади), располагаются более мелкие и плоские валики. Такое расположение, как мы установили вначале, должно являться результатом независимого роста каждого такого участка, причем центр роста (окостенения) располагается близ заднего края. Иначе говоря, эти участки являются самыми настоящими чешуями. На задней трети щита они даже черепицеобразно налегают друг на друга. Расположение сенсорных каналов замечательным образом подтверждает это представление. Их поры открываются точно на центральных валиках чешуй. По отношению же к щиту в целом они располагаются так же независимо, как у Poraspis. Таким образом, щит как целое возникал путем срастания отдельных чешуй только по окончании роста особи. Располагаются чешуи продольными дугообразными рядами, выпуклыми латерально, за исключением двух рядов чешуй, расположенных по ходу постпинеальных сенсорных каналов. Не обнаруживают концентрического строения чешуеобразные участки на частях спинного щита, соответствующих ростральной и орбитальным пластинкам птераспид. Возможно, что эти части росли как целое, причем центр роста ростральной части располагался у ее переднего края.

Тот же характер имеет щит Traquairaspis [17], но его строение из слившихся чешуй затушевано худшей сохранностью. Поверхность щитов Ctenaspis покрыта отдельными дентинными бугорками, которые могут походить на мелкие заостренные чешуи [16]. Сохранность представителей этого рода недостаточна, но можно подозревать сходство строения его щитов с Traquairaspis. У Corvaspis [27] также заметно подразделение на «чешуеобразные участки».

У Cyathaspis мы находим уже длинные дентинные ребрышки без чешуеобразных участков, но двух порядков — крупные, разделенные

двумя-пятью мелкими [17]. На ростральной и орбитальных частях спинного щита и на переднем и боковых краях брюшного имеются только мелкие. Расположение ребрышек такое же, какое получилось бы, если бы у Tolypelepis соединить продольные валики рядов чешуй, т. е. вместо «более или менее концентрического расположения» [14] мы имеем латерально-выпуклые плоские дуги. У Archegonaspis [17] все дентинные ребрышки одного порядка, но расположение их такое же, как у Cyathaspis.

Таким образом, у некоторых, частью более ранних (Tolypelepis), циатаспид мы видим явственное срастание щитов из отдельных чешуй, у других, частью более поздних (Cyathaspis), индивидуальность чешуй стирается и, повидимому, изменяется онтогенез панцыря — вместо растущих вместе с животным чешуй закладываются сразу гомологи центральных валиков целого ряда чешуй в виде более крупных дентинных ребрышек Cyathaspis, между которыми затем вставляются более мелкие ребрышки. Передне-боковые и передняя часть спинного щита получают самостоятельность в росте, сливаясь с центральной частью по окончании роста путем образования базального слоя — зачаток ростральной и орбитальных пластинок. Соответствующие части брюшного щита также выделяются — концентрическим расположением ребрышек вместо продольного, но представляют не отдельные пластинки, а переход к типу роста пластинок птераспид. Расположение сенсорных каналов у Cyathaspis и Archegonaspis, к сожалению, неизвестно.

Таким образом, группа циатаспид никак не может быть промежуточной по расчленению панцыря между пораспидами и птераспидами. По своему геологическому возрасту она не может быть и конечной стадией распадения панцыря (Tolypelepis!) — после птераспид. Также невозможно себе представить независимого происхождения панцыря у циатаспид и пораспид, ввиду слишком большого сходства этих двух групп. Остается одна возможность — ц и а т а с п и д ы с а м а я п р и м и т и в н а я г р у п п а, у которой в онтогенезе сохранились полностью (Tolypelepis) или частично (Cyathaspis) с л е д ы п р о и с х о ж д е н и я п а н ц ы р я и з с л и я н и я о т д е л ь н ы х ч е ш у й. Вместе с тем отпадает и наше второе предположение о происхождении птераспид непосредственно от пораспид, так как по строению панцыря птераспиды несомненно ближе к циатаспидам, и у последних мы видели зачатки нового, птераспидного, типа роста панцыря. Следовательно, пораспиды действительно б о к о в а я в е т в ь, вскоре вымершая после кратковременного расцвета, у которой закладка панцыря отодвинулась на более поздние стадии развития сравнительно с циатаспидами, тогда как у птераспид — на более ранние.

Самые древние остатки Heterostraci (Astraspis и Eriptychius) из ордовика Колорадо [4] подтверждают гипотезу происхождения щитов из слияния мелких пластинок — они состоят исключительно из таких пластинок, отдельных или, в одном случае, слившихся в щит.

Из всего сказанного следует, что в э в о л ю ц и и п е р в о й в е т в и а г н а т, H e t e r o s t r a c i, н е з а м е ч а е т с я о р т о г е н е т и ч е с к о г о п р о ц е с с а р а с п а д е н и я и р е д у к ц и и н а р у ж н о г о с к е л е т а. Наоборот, можно предполагать, что последний первоначально образовался из срастания отдельных чешуй, потом консолидировавшихся в сплошные щиты циатаспид и пораспид. В линии циатаспиды — птераспиды — псаммостеиды наблюдается прогрессирующая дифференциация и уменьшение величины элементов наружного скелета. На конечной стадии этой эволюции (Psammosteus) имеется кажущееся возвращение к начальной стадии (Tolypelepis) — голова и туловище покрыты мелкими чешуеобразными пластинками. На деле же под последними мы находим крупные пластинки, гомологичные таковым

птераспид и даже поздних циатаспид. Налицо, таким образом, своего рода синтез обеих предыдущих стадий эволюции, облегчавший рост организма и увеличивавший его «броневую мощь». Вместо редукции панцыря — его совершенствование. Одновременно, однако, происходила и редукция скелетных образований — исчезли перихондральные окостенения эндоскелета.

3. Cephalaspidomorphi

Другая ветвь агнат, Cephalaspidomorphi, включает две группы: Osteostraci и Anaspida. Основным отличием первых, как показывает название, является присутствие костных клеток в ткани наружного скелета. К ним принадлежат цефаласпиды, строение которых изучено лучше, чем любой другой группы ископаемых рыб, благодаря замечательным работам Стеншё. Они представляют многочисленную группу родов, очень близких друг к другу по строению. Голова их покрыта сплошным щитом, в котором имеется снизу большое рото-жаберное отверстие, закрытое мелкими пластинками или шагренью кожных зубов. У переднего края этого отверстия расположен рот, у заднего — 10 пар круглых жаберных отверстий (рис. 8). На спинной стороне лежат сближенные орбиты, между ними пинеальное отверстие, а перед последним — непарное назогипофизное отверстие, смещенное на спинную сторону разрастанием верхней губы, как в онтогенезе современных миног (ср. Северцов [23]). По краям щита располагается пара полей, а сзади орбит одно непарное поле, которые Стеншё, вероятно правильно, считает электрическими (рис. 9).

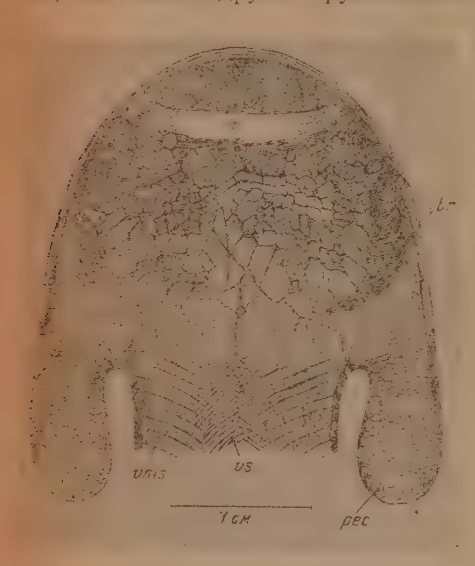


Рис. 8. Micraspis, реконструкция брюшной стороны головы

br — жаберные отверстия; *m* — рот; *pec* — грудной плавник; *vms* боковые брюшные чешуи; *vs* — брюшные чешуйки. Из Гейнца, 1939

В мою задачу не входит описывать внутреннее строение цефаласпид. Оно уже стало более или менее широко известно после работы Стеншё 1927 г. (см. напр. [1, 6, 21, 23]). Напомню только, что строение нервной и кровеносной систем оказалось очень близким к их строению у миног, за исключением большего развития мозжечка, как должно быть у свободно живущих животных, и, особенно, наличия двух пар функционирующих пребранхиальных жаберных мешков ([21], рис. 16—17).

Современные авторы останавливаются в недоумении перед вопросом о способе роста головного щита цефаласпид, считая последний сплошной костной коробкой ([9, 13, 15, 24, 25]). Приходится признавать, что он, как у пораспид, возникал только по окончании роста особи. Между тем, уже Траквер видел, что щиты Cephalaspis состоят из мелких многоугольных участков, тессер, которые он и считал элементами, образующими щит путем срастания. Он даже думал, что нашел в лице Ateleaspis форму, у которой тессеры еще не срослись. Последнее, впрочем, оказалось неверным. Исследования Стеншё показали, что эти участки, полигоны, очерчены и пронизаны сложной системой вертикальных, ра-

диальных и циркулярных каналов. Согласно принятым нами в начале работы положениям, такое радиально-концентрическое строение могло возникнуть только в процессе роста этих полигонов, как независимых элементов наружного скелета, лишь после окончания роста особи консолидировавшихся в сплошной щит, срастаясь краями и подстилаясь непрерывным базальным слоем кости, как у Heterostraci. В верхнем слое щита имеется другая система циркулярных каналов меньшего диаметра, в середине петель которых проходят восходящие каналы, дающие пучки дентинных канальцев к поверхности щита. Естественно гомологизовать их с кожными зубами Heterostraci. Таким образом, щит цефаласпид в онтогенезе образовался в результате срастания элементов двух порядков, кожных зубов и полигонов (тессер), и имел большие возможности для роста. Подтверждением может служить то, что 1) электрические поля покрыты несросшимися полигонами и 2) рога, cornua, не покрыты полигонами, а представляют единое целое, в котором каналы радиируют из дистального конца; они росли независимо от остального щита. Много примеров перехода отдельных кожных зубов брюшной стороны в чешуи, последних в крупные чешуи боков туловища и слияния этих последних с головным щитом (рис. 8) можно найти в работе Гейнца [15].

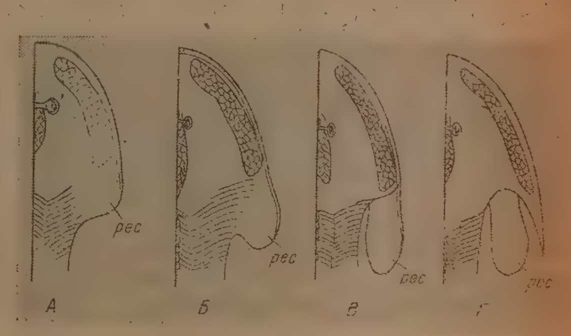


Рис. 9. Развитие грудных плавников в ряду цефаласпид.
А — Ateleaspis; *Б* — Aceraspis; *В* — Hemicyclaspis; *Г* — Cephalaspis. Из Гейнца, 1939

Можно предвидеть, что 1) будут найдены молодые особи цефаласпид, у которых полигоны головного щита еще не срослись, и 2) внимательное исследование покажет, что сенсорные каналы у цефаласпид проходят через центры полигонов и, следовательно, реконструкция Гейнца [15] в этом отношении не вполне точна.

В другой ветви Osteostraci, у трематаспид, имеется только одна система каналов, соответствующая кожным зубам. У них, следовательно, не было роста панцыря; последний, как таковой, образовывался только после окончания роста особи. Молодые особи были, вероятно, покрыты отдельными кожными зубами. Подобно пораспидам, они представляют боковую ветвь, появляющуюся и вымирающую в конце силура, тогда как цефаласпиды, в лице Cephalaspis, доживают до конца девона. Трематаспиды отличаются от цефаласпид двумя парами боковых электрических полей и отсутствием синусов для грудных плавников.

Согласно Иекелю и Стеншё, отсутствие грудных плавников у Tremataspis, у многих других цефаласпид и вообще у Ostracodermi, равно как у Cyclostomi, является вторичным признаком, результатом редукции. Между тем этому противоречит, что 1) Tremataspis и другие формы, лишенные грудных плавников, на миллионы лет древнее, чем Cephalaspis и близкие к нему формы, имеющие грудные плавники. Исключением являются Thyestes и другие формы с о. Сарема (Эзель), которые были современниками Tremataspis и у которых развиты синусы; 2) Гейнц [15] построил ряд цефаласпид, от более древних к более молодым, у которых видно постепенное развитие грудных плавников и синусов (рис. 9). Мы можем поэтому думать, что 1) отсутствие грудных

плавников у Ostracodermi, в основном,— первичный признак (хотя, конечно, возможны и случаи редукции их в разных линиях); 2) они развиваются только у более поздних цефаласпид и 3) их развитие в этой группе произошло независимо от развития плавников у Gnathostomi (ср. Северцов [23]).

У многих цефаласпид наблюдается редукция панцыря, выражающаяся в исчезновении наружных слоев его [24, 25]. Еще дальше заходит эта редукция в группе анаспид, у «нормальных» представителей которых ткань чешуй и пластинок черепа соответствует только базальному и части среднего слоя пластинок цефаласпид [11]. У некоторых же форм от наружного скелета остаются только колючки вдоль хребта и позади жаберных отверстий (Lasanius).

Anaspida — это цефаласпиды, перешедшие к нектонному образу жизни. Соответственно, они приобрели веретеновидную форму тела вместо сплющенной головы и треугольного в разрезе туловища цефаласпид; глаза несколько сместились на бока головы, но назо-гипофизное отверстие сохранило свое положение непосредственно впереди пинеального. Электрические поля неизвестны. Голова покрыта мелкими пластинками, только частью сливающимися в щит на крыше черепа ([21], рис. 18 и 19).

Следовательно, в группе Cephalaspidomorphi наблюдается, с одной стороны, возникновение головного щита и крупных чешуй путем срастания кожных зубов и роста и срастания мелких пластинок, а с другой — редукция верхних слоев образовавшегося панцыря, вплоть до почти полного исчезновения последнего. Также наблюдается редукция перихондральных слоев кости, которые у более древних представителей Osteostraci выстилают все полости и каналы хрящевого черепа (это и дало возможность изучить с такой детальностью строение нервной и кровеносной систем цефаласпид).

Таким образом, в обеих основных линиях Ostracodermi, т. е. у Heterostraci, и у Cephalaspidomorphi, панцырь онтогенетически образуется путем консолидации из мелких элементов одного или двух порядков. Мы не имеем никаких оснований думать, что в филогенезе имел место обратный порядок В самом деле, те редкие остатки позвоночных, которые известны из отложений нижнего силура, представляют отдельные мелкие пластинки, покрытые кожными зубами, или отдельные кожные зубы. В связи с этим можно вернуться к вопросу об отношении Thelodonti к остальным Ostracodermi.

4. Thelodonti

Строение Thelodonti пока мало известно вследствие именно характера их наружного скелета, состоящего из отдельных кожных зубов. Это рыбы с дорсовентрально уплощенной головой и передней частью туловища, оканчивающейся боковыми выступами, повидимому гомологичными складкам Ateleaspis, из которых у других цефаласпид образуются грудные плавники. Боковые глаза сближают их с Heterostraci, строение жаберной коробки, повидимому, с Osteostraci; однако число и положение жаберных отверстий неизвестны. Хвост гетероцеркный, но неизвестно, эпи- или гипоцеркный. Наружный скелет состоит или из плоских кожных зубов, чрезвычайно напоминающих псаммостеидные (Thelodus), или из конусообразных колючек (Lanarkia) ([21], рис. 24).

Согласно концепции школы Стеншё, это — группа регрессивная в отношении наружного скелета, у которой редуцировались все его слои, за исключением кожных зубов. Однако мы не знаем примеров в эволюции позвоночных, когда бы редукция наружного скелета шла от внутренних слоев к наружным. Наоборот, в тех случаях, когда редукция имеет место, она затрагивает сначала наружные слои, а затем уже

распространяется на внутренние (Cephalaspidomorphi, Arthrodira, Dipnoi, Crossopterygii, Actinopterygii, амфибии). Таким образом, невероятно, чтобы остатком редуцированного скелета были кожные зубы.

Утверждение Стеншё, будто Thelodonti не принадлежат к числу самых древних геологически групп позвоночных, повидимому, неверно: 1) шагрень из мелких кожных зубов имеет гораздо меньше шансов сохраниться в ископаемом состоянии или быть замеченной геологом, чем крупные пластинки или цельные панцыри; 2) самые древние известные остатки позвоночных, описанные еще Рогоном (Rohon [20]) из основания нижнего силура окрестностей Ленинграда, в качестве зубов Archodus и Palaeodus, решительно ничем не отличаются от кожных зубов Lanarkia (ср. Обручев [19]).

На основании таких соображений я считаю Thelodonti группой, по отношению к наружному скелету не регрессивной, а примитивной, сохранившей на всем протяжении силура свои основные черты и, вероятно, давшей начало остальным группам Agnatha. К Thelodonti же, возможно, были близки и предки Gnathostomi, так как основным элементом наружного скелета, общим всем древним группам позвоночных, являются кожные зубы, тогда как подстилающие их кожные окостенения могли развиваться независимо в нескольких ветвях позвоночных — настолько разное строение они имеют. Однако мы ничего не знаем о том, как и когда Protocraniata разделились на экто- и энтобранхиат. Может быть, среди Thelodonti имелись уже и эктобранхиаты (напр. Phlebolepis).

5. Выводы

Из всего сказанного ясно, что в основном надо считать гипотезу происхождения наружного скелета путем консолидации из мелких элементов более соответствующей действительности, чем гипотезу о прогрессирующем распаде и редукции скелета. Хотя авторы последней гипотезы ссылаются на ряд бесспорных фактов, однако эти факты не обязательно ведут к выводам, которые из них делаются.

Мне представляется, что в явлениях редукции окостенений следует различать следующие процессы, не объединяя их в одну всеобщую «тенденцию» редукции:

1. Редукция перихондральных окостенений (у цефаласпид, отчасти у птераспид).
2. Редукция кожных окостенений, идущая снаружи внутрь (у цефаласпид, особенно у анаспид).
3. Дифференциация или интеграция пластинок панцыря, связанная со смещениями во времени их онтогенетического развития, но ничего общего с редукций не имеющая (у Heterostraci и то и другое, у Osteostraci только интеграция).
4. Редукция энхондральных окостенений, вторично замещаемых хрящом (у настоящих рыб).

Онтогенетически эти процессы протекают различно. Редукцию пери- и энхондральных окостенений мы можем рассматривать как выпадение конечных стадий развития, «недоокостенение», отрицательную анаболию по Северцову. Редукцию наружного скелета, идущую в том же направлении, как и рост их, т. е. снаружи внутрь, можно считать афанизией, а дифференциация и интеграция элементов этого скелета есть пример гетерохронии, смещения во времени закладки органов.

Ясно, что эти процессы могут совпадать (как редукция кожных и перихондральных окостенений у цефаласпид), но по существу они независимы.

Так можно расматривать вопрос о судьбе окостенений у позвоночных с точки зрения теории филэмбриогенеза Северцова.

Кроме Ostracodermi, о которых до сих пор шла речь, к Agnatha относятся современные Cyclostomi — миноги и миксины. После работ Стеншё никто уже не сомневается в родстве круглоротых и остракодерм. Однако в конкретном определении предков круглоротых имеются радикальные разноречия. Стеншё, как известно, выводит циклостом из панцырных предков и при этом из разных групп — миног из цефаласпид, миксин из птераспид, считая, таким образом, круглоротых полифилетической группой. Северцов [23] не считал возможным допустить редукцию наружного скелета Ostracodermi до уровня циклостом и сводил их родство к общим нектонным предкам, от которых в одну сторону развились бентонные панцырные формы, в другую — круглоротые.

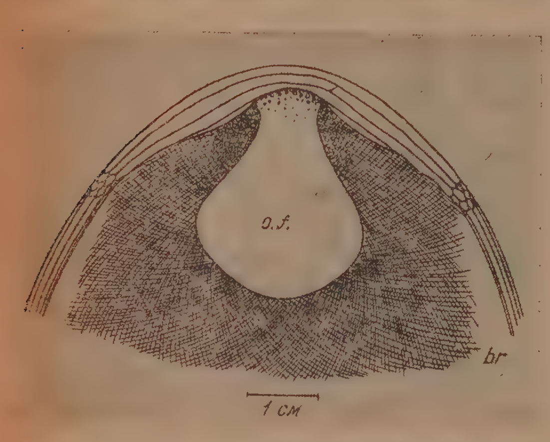


Рис. 10. Aceraspis, реконструкция брюшной стороны. *o. f.* — ротовое отверстие. Из Гейнца, 1939

Точка зрения Северцова представляется мне не совсем правильной. Трудно предположить, чтобы разрастание постгипофизной области, приведшее к тому положению назо-гипофизного отверстия перед глазами, которое обще миногам и Cephalaspidomorphi, могло возникнуть у их нектонных общих предков. Оно явно является приспособлением у первых — к паразитическому, у вторых — к бентонному образу жизни. Также трудно думать, чтобы этот признак мог проявиться независимо в каждой из этих групп — он послужил для Стеншё одним из главных доказательств их родства. Совершенно исключено происхождение цефаласпид от круглоротых с их сложным ротовым скелетом. Следовательно, наиболее вероятно, что такое положение назо-гипофизного отверстия возникло первоначально как приспособление к бентонному образу жизни, а впоследствии оказалось полезным при переходе к паразитизму. Этот переход произошел, вероятно, уже очень рано в карбоне или даже в девоне; благодаря ему эта ветвь агнат сохранилась до наших дней, уйдя от конкуренции с более высоко организованными рыбами, вытеснившими последние остатки свободноживущих представителей этого примитивного ствола уже к концу девона.

По тем же соображениям надо считать, что нектонные Anaspida, сохраняющие такое положение назо-гипофизного отверстия, произошли от бентонных цефаласпид, а не наоборот. Удлинение формы тела и почти полная редукция наружного скелета у некоторых анаспид показывает путь, которым могла пойти эволюция циклостом. Значительное смещение назад жаберных мешков и развитие гулярной области у анаспид невольно наводят на мысль, что это результат развития сильного языка, как у круглоротых. Заметим, что устройство рта у анаспид все еще недостаточно известно и Стеншё [24] не исключает возможности того, что рот был сосущим.

Как раз строение рта Ostracodermi, имеющего форму поперечной щели, окаймленной крупными пластинками, представлялось Северцову [23] серьезным препятствием для гипотезы о происхождении циклостом

от остракодерм. Из такого рта вывести присоску круглоротых, конечно, затруднительно. Однако новые исследования Гейнца [15] показали, что даже в пределах одного подсемейства цефаласпид, Hemicyclaspinae, может встречаться как рот такого типа, так и почти круглый, окруженный исключительно мелкими чешуйками (Aceraspis, рис. 10).

Поэтому я думаю, что Стеншё прав, выводя миног из Cephalaspidomorphi и, в частности, сближая их с анаспидами. Что касается происхождения миксин, которых Стеншё относит не к Cephalaspidomorphi, а к Pteraspidomorphi, то последнее по крайней мере не доказано.

Главное доказательство родства миксин и Heterostraci — отсутствие смещения назо-гипофизного отверстия на спинную сторону. Однако у Heterostraci, так же как у Thelodonti, вообще не найдено непарного назо-гипофизного отверстия, но имеются парные носовые капсулы и, может быть, парные носовые отверстия [18], если только последние не открывались в полость рта [15]. Киер (1924) был прав, разделяя агнат на Monorhina и Diplorhina. Положение назо- гипофизного отверстия на конце морды у миксин может быть истолковано как отрицательная анаболия, «недосмещение», сравнительно с более миногообразными предками.

Второе доказательство — наличие общего жаберного выводного протока у миксин и у Heterostraci. Это, несомненно, вторичный признак, так как у Bdellostoma имеются отдельные жаберные отверстия, как у Cephalaspidomorhi. Этот признак мог быть приобретен в обеих группах независимо.

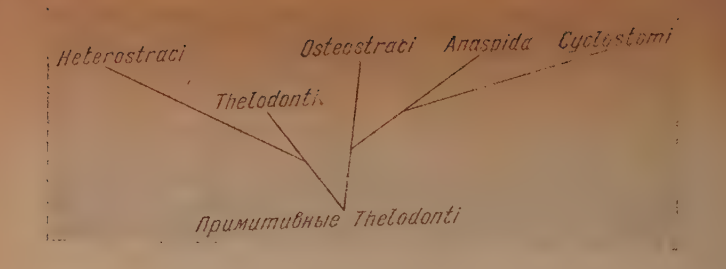
В то же время у миксин и миног имеется так много общего в организации (ср. Северцов [23]), что нет надобности выводить их из разных групп Ostracodermi. 300 миллионов лет, протекшие со времени их превращения из Ostracodermi в Cyclostomi, срок вполне достаточный для расщепления на любое количество крайне друг от друга различающихся ветвей. Целый ряд признаков миксин сближает их не со взрослыми миногами, а с их личинками — положение назо-гипофизного отверстия, форма рта (не в виде воронки), наличие пронефроса, недоразвитие глаз, отсутствие дыхательной трубки. Часть этих признаков была свойственна также цефаласпидам. Поэтому надо полагать, что миксины, наряду со своей крайней специализацией, пронесли через весь этот гигантский период времени нетронутыми многие признаки своих панцырных предков.

Ввиду всех этих соображений мне представляется более правильным считать циклостом группой монофилетической, происходящей от ранних Cephalaspidomorphi. Heterostraci — уклоняющаяся группа, не оставившая потомков и вымершая окончательно в конце девона.

Я не касался вопроса об отношении Palaeospondylus к другим бесчелюстным ([21], рис. 20, 21). Повидимому, он близок к миксинам [24], но его отличает от всех агнат наличие тел позвонков и дуг. Поэтому неясно, прошли ли Cyclostomi на своем пути от панцырных к современному состоянию, после редукции наружного скелета, стадию прогрессивного развития осевого скелета, сменившуюся его редукцией, или Palaeospondylus стоит несколько в стороне от основных путей развития круглоротых.

Взгляды Северцова и Стеншё, которые главным образом разбирались в предыдущем изложении, являются двумя полюсами среди высказанных до сих пор мнений по поводу эволюции агнат. Существует целый ряд других, менее крайних и во многом сходных с изложенными выше. По недостатку места я не могу останавливаться на них и сделаю это в своей монографии по псаммостеидам.

Все сказаное выше можно резюмировать следующей схемой, сравнимой с приведенными в начале статьи схемами Северцова и Стеншё:



Литература

1. Берг Л. С., Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 5. вып. 2, 1940.—2. Brotzen Fr., Weigeltapsis nov, gen. und die Phylogenie der panzertragenden Heterostraci. Centralbl. Min., B, Nr. 12, 1933.—3. Bryant W. L., The fish fauna of Bear Tooth Butte, Wyoming, Proc. Amer. Philos. Soc., v. 72, No. 5, 1933.—4. Bryant W. L., A study of the oldest known Vertebrates, Astraspis and Eriptychius, Proc. Amer. Philos. Soc., v. 76, No, 4, 1936.—5. Bystrow A. P., Morphologische Untersuchungen der Deckknochen des Schädels der Wirbeltiere, Acta Zool., v. 16, 1935.—6. Дерюгин К. М., Древнейшие ископаемые позвоночные, Природа, № 6, 1928.—7. Gross W., Die Fische des baltischen Devons, Palaeontographica, v. 79, Abt. A, 1933.—8. Gross W., Die Wirbeltiere des rheinischen Devons, Abh. Preuss. Geol. Landesanst., N. F., Nr. 154, 1933.—9. Gross W., Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische, Palaeontographica, v. 83, Abt. A. Lief. 1—2, 1935.—10. Gross W., Die Wirbeltiere des rheinischen Devons, Teil II, Abh. Preuss. Geol. Landesanst., N. F., Nr. 176, 1937.—11. Gross W., Der histologische Aufbau der Anaspiden-Schuppen, Norsk geol. tidsskrift, v. 17, 1938.—12. Gross W., Zur Systematik der Wirbeltiere, Die Naturwissenschaften, v. 27, Nr. 28, 1939.—13. Heintz A., Die downtonischen und devonischen Vertebraten von Spitzbergen. II. Acanthaspida, Skrifter om Svalbard, Nr. 22, 1929.—14. Heintz A., Über die ältesten bekannten Wirbeltiere, Die Naturwissenschaften, v. 26, Nr. 4, 1938.—15. Heintz A., Cephalaspida from Downtonian of Norway, Skrifter Norske Vidensk.-Akad., Mat.-Naturv. Kl., Nr. 5, 1939.—16. Kiaer J., Ctenapsis, a new genus of Cyathspidian Fishes, Skrifter om Svalbard, Nr. 33, 1930.—17. Kiaer J., The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen. IV. Suborder Cyathaspida. A preliminary report. Skrifter om Svalbard. Nr. 52. 1932.—18. Kiaer J. and Heintz A., The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen. V. Suborder Cyathaspida, part I, Skrifter om Svalbard, Nr. 40, 1935.—19. Обручев Дм., О находках древнейших позвоночных, Природа. № 1, 1941.—20. Rohon J. V., Ueber unter-silurische Fische, Bull. Ac. Sci. St. Petersb., n. s., v. 1 (33), 1889.—21. Ромер А. Ш., Палеонтология позвоночных, 1939.—22. Шмальгаузен И. И., Основы сравнительной анатомии, 3-е изд., 1938.—23. Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, 1939.—24. Stensiö E. A., The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen, part I. Family Cephalaspidae, Skrifter om Svalbard, Nr. 12, 1927.—25. Stensiö E. A., The Cephalaspids of Great Britain. Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1932.—26. White E. I., The Ostracoderm Pteraspis Kner and the relationships of the Agnathous Vertebrates, Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser. B., No. 527, v. 225, 1935.—27. Woodward A. S., Note on a new Cyathaspidian fish from the Upper Downtonian rocks of Corvedale, Quart. Journ. Geol. Soc., v. 90, pt. 4. No. 360, 1934.—28. Zych W., Fauna ryb devonu i downtonu Podola, Pteraspidomorphi, Lwów, 1931.

THE EVOLUTION OF AGNATHA

D. OBRUCHEV

Palaeontological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

In an attempt to solve the problem of Ostracoderm phylogeny, the mode of growth of dermal skeleton in different groups is discussed. This is reconstructed from the distribution of growth-lines, dermal teeth, vessels, mucous and sensory canals.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 5

О ВЕЛИЧИНЕ, ДОСТИГАЕМОЙ МЕДИЦИНСКИМИ ПИЯВКАМИ. К ВОПРОСУ О ЧАСТОТЕ КОРМЛЕНИЙ

Г. ЩЕГОЛЕВ

Бделлологическая лаборатория Московского медицинского института НКЗдрава РСФСР

Средняя, обычная величина взрослых медицинских пиявок не особенно велика. Брандт и Ратцебург (Brandt u. Ratzeburg [5]) определяют ее в 7,5—18 см, Мокен-Тандон (Moquin-Tandon [11] в 8—12 см, Апати (Apathy [3]) в 10—15 см, Лейкарт-Брандес (Leuckart-Brandes [10] в 10—20 см, Бланшар (Blanchard [4] в 8—12 см, Иогансон (Johansson [9]) в 10—15 см. Гертер (Herter [7] указывает, что иногда величина пиявок может превышать 15 см. Цик (Zick [13]) пишет, что он обычно находил в водоемах Германии медицинских пиявок длиной в 9—10 см. Можно принять среднюю величину взрослых медицинских пиявок около 12 см.

Что касается веса взрослых половозрелых экземпляров, то Гржимайло [1] определяет его в 2,0—2,8 г, в среднем в 2,5 г. Этот вес, с незначительными колебаниями в ту или другую сторону, мы можем считать за вес взрослой, достигшей половозрелости, пиявки.

В природе редко попадаются экземпляры, которые значительно превышали бы вышеуказанные средние длину и вес. Среди многих тысяч пиявок, собранных в течение недели с небольшим в болотах Краснодарского края, я только один раз мог наблюдать пиявку, резко выделявшуюся по своим размерам от остальных. Вес подобных пиявок колеблется в пределах от 4,9 до 6,1 г (Гржимайло), а иногда доходитт до 10 г (Мокен-Тандон) и даже 12 г (Эбрар, Ebrard [6]).

Однако в литературе имеются, довольно правда, немногочисленные, данные об особо крупных экземплярах. Так, Мокен-Тандон приводит случай нахождения около Бордо пиявки весом в 33,4 г. При наибольшем растяжении она достигала длины в 25 см. Эбрару однажды рыбак принес экземпляр пиявки, весивший 35 г. После кормления на сгустках крови вес ее увеличился до 51 г. Когда она вытягивалась, плавая, длина ее достигала по крайней мере 30 см. Возраст, хотя бы приблизительный, этих пиявок был совершенно неизвестен. В недавнее время Цик указал, что вес выкормленных им маток достигал 25—30 г; точных данных об их возрасте он не приводит.

При своих сравнительно физиологических исследованиях над питанием Limnatis и Hirudo я столкнулся с явлением достижения медицинской пиявкой чрезвычайно большой величины.

Родители описываемого экземпляра были пойманы мной лично в июне 1941 г. около Еревана и относились к форме Hirudo medicinalis f. officinalis. В июле 1942 г. они были посажены в землю для откладки коконов, которые и были обнаружены мной 16.VIII.1942 [1].

[1] Они были отложены, повидимому, раньше, но мы не осматривали банку, чтобы не беспокоить пиявок, занятых кладкой.

Вылупление произошло 31.VIII.1942 в количестве 259 штук, которые в первое время воспитывались и кормились все вместе на сгустках крови. Кормления были произведены в следующие сроки: первое кормление — 6.X.1942, второе кормление — 13.XI.1942, третье кормление 27.I.1943.

28.I.1943, после кормления, одна из пиявок была взвешена (вес ее оказался 0,720 г) и употреблена в качестве контрольного экземпляра в опытах по кормлению Limnatis. При первых же кормлениях обнаружилось, что медицинская пиявка, насасывая почти при каждом приеме пищи значительные количества крови, обычно не отказывалась от пищи, хотя промежутки между кормлениями были иногда весьма коротки. Анализ приводимой таблицы обнаруживает это с полной очевидностью.

№ кормления	Время кормления	Вес в г	
		до кормления	после кормления
IV	5.IV. 1943	0,510	1,780
V	15.IV. 1943	1,750	5,500
VI	15.V. 1943	5,010	8,750
VII	15.VI. 1943	7,950	20,250
VIII	25.VI. 1943	18,200	17,950
IX	13.VII. 1943	17,400	29,000
X	21.VII. 1943	26,700	44,500
XI	4.IX. 1943	34,200	34,800
XII	16.XII. 1943	19,000	38,500
XIII	2.II. 1944	29,500	48,200
XIV	6.IV. 1944	36,400	68,500
XV	2.VI. 1944	50,700	65,500

Как указывалось выше, пиявка 28.I.1943, после третьего кормления, весила 0,720 г. К 5.IV.1943, т. е. через два месяца с небольшим, вес ее упал до 0,510. Накормленная в этот день, она напилась довольно хорошо, увеличив свой вес в 3,5 раза. Посаженная вместе с Limnatis на сгустки крови всего только через 10 дней (15.IV.1943), — она опять увеличила свой вес в 3,5 раза, достигнув веса в 5,500 г. После этого она кормилась два раза через месячные сроки — 15.V.1943 и 15.VI.1943 — и оба раза увеличила свой вес, причем настолько, что к 15.VI.1943, т. е. в возрасте 9,5 месяцев от роду, достигла веса в 20,250 г. Будучи через 10 дней опять посажена на кровь, она отказалась принимать пищу и незначительно убыла в весе. Посаженная же на кровь через три недели — 13.VII.1943, — она увеличила свой вес до 29,000 г.

21.VII.1943 она опять энергично сосала сгустки и, имея от роду неполные 11 месяцев, достигла веса в 44,500 г. Потеряв через полтора месяца приблизительно четверть своего веса и будучи опять посажена на кровь, она почти не прикоснулась к пище, если не считать почти незаметной прибавки в 0,600 г.

16.IX.1943 пиявка была ссажена для спаривания. Спаривание, первое в жизни нашей пиявки, произошло немедленно и затем наблюдалось несколько раз. 29.IX.1943 обнаружился поясок, и пиявка была посажена на кладку в землю, в которой просидела до 2.XII.1943; однако коконов она не отложила, хотя сильно потеряла в весе, который упал до 20,450 г. 16.XII.1943 перед кормлением вес ее был 19,000 г. Будучи посажена на кровь, она увеличила свой вес вдвое, до 38,500 г. При следующем кормлении 2.II.1944 она увеличила вес

до 48,200 г, а в результате последовавшего через два месяца четырнадцатого кормления она, имея от роду 1 год 7 месяцев с небольшим, достигла огромного, рекордного веса в 68,500 г, поражая своими размерами. К 2.VI.1944 она, потеряв несколько в весе, упавшем до 50,700 г, но, будучи накормлена в пятнадцатый раз, опять увеличила вес до 65,500 г.

10.II.1944, вскоре после кормления, когда желудковая кишка пиявки была еще сильно наполнена, она при вытягивании своего тела при ходьбе достигала длины в 26 см. Через месяц же, 8.III.1944, когда вес ее был 38,800 г, она, имея от роду 1,5 года с небольшим, вытягивая тело при ходьбе, достигала рекордной длины, немногим не доходящей до 0,5 м, а именно 44 см. Диаметр ее задней присоски в состоянии присасывания был равен 13 мм [1].

Ни разу не было извержения ею через рот заглоченной крови. Я считаю необходимым это отметить, так как некоторые авторы полагают, что сильно насосавшиеся пиявки находятся всегда в патологическом состоянии и что в таких случаях они обычно извергают часть заглоченной крови через рот (Мокен-Тандон).

За все время своего существования, находясь под постоянным наблюдением, пиявка обнаруживала все признаки совершенно нормальной, здоровой пиявки, быстро реагирующей на внешние раздражения, и в том числе резко выраженную способность, при взятии ее в руки, сильно сокращать свое тело.

Интересно, что возраст этого гиганта относительно весьма невелик. В литературе имеются весьма неопределенные данные о соотношении между величиной и возрастом у медицинской пиявки. Коршельт (Korschelt, 1906) сообщает, что возраст пиявки весом в 14 г по определению практиков (Stölter) должен быть исчислен в 25—27 лет. Приводя эти данные и сопоставляя их с данными Цика, которому удавалось в течение 6 месяцев поднять вес медицинской пиявки с 3—4,5 г до 25—30 г, Шлейп (Schleip [12]) высказывает сомнения в правильности данных, сообщаемых Коршельтом. Описываемый здесь случай с полной очевидностью подтверждает основательность этих сомнений. Величина медицинской пиявки не может служить критерием для определения ее возраста. В таком же духе высказывается и Синева [2] в отношении другого гематофага — Protoclepsis maculosa.

Проведенный нами опыт, в котором точно известны возраст пиявки и число кормлений, представляет интерес и с точки зрения биологии питания. Обычно подчеркиваются две особенности в питании медицинской пиявки: 1) способность ее насасывать в один прием большое количество крови и 2) способность в связи с этим в течение многих месяцев воздерживаться от приема пищи. Возникает вопрос, насколько эти особенности приема пищи являются необходимыми в питании пиявок, что важно учитывать при их разведении и выращивании. Европейские пиявководы, как русские, так и зарубежные, при выращивании пиявок, как правило, давали им напиваться максимальным количеством крови и кормили их редко, т. е. следовали общепринятому мнению. Однако Кхан (Khan, 1912) приводит данные [2], указывающие, что индийские пиявководы, разводящие Hirudinaria granulosa, кормят их часто, через каждые 14 дней, но при этом не дают им напиваться полностью во избежание гибели. Цик при упоминавшемся выше быстром выращивании медицинских пиявок кормил их через 6—8 недель.

Описываемый здесь случай с очевидностью показывает, что: 1) дли-

---

[1] Следует отметить, что по данным Эбрара, форма officinalis, к которой относится наша пиявка, является более мелкой формой по сравнению с формою medicinalis, к которой принадлежал описанный этим автором крупный экземпляр.

[2] Цитировано по Гертеру [8].

тельный пост после принятия пищи вовсе не является необходимостью для медицинской пиявки; 2) при частых кормлениях медицинская пиявка жадно поглощает большие количества крови; 3) при частых кормлениях неограниченными количествами крови пиявка быстро достигает большого веса; 4) при таком пищевом режиме медицинская пиявка не только не погибает, но и обнаруживает все признаки совершенно здорового животного.

Литература

1. Гржимайло Н., Описание двадцатилетних опытов разведения пиявок. Записки Ком. акклим. животных, 1, 1859.—2. Синева М., Биологические наблюдения над Protoclepsis maculosa, Раб. Лаб. общ. биол. зоол. 3 Моск. мед. ин-та, 1938.—3. Apathy S., Süsswasser-Hirudineen, Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., 3, 1888.—4. Blanchard R., Hirudinées de l'Italie continentale et insulaire, Boll. Mus, Zool. Anat. comp. Univ. Torino. 9, 1892.—5. Brandt I. u. Ratzeburg I., Medizinische Zoologie, 1833.—6. Ebrard E., Nouvlle monographie des sangsues médicinales, 1857.—7. Herter K., Hirudinea, Biologie der Tiere Deutschlands, 35, 1932.—8. Herter K., Oekologie der Hirudineen, Bronns Klass. und Ordn. Tierreichs, 4 Bd, 3 Abt., 4 Buch, Hirudineen; 2 Teil, 1937.—9. Johansson L., Hirudinea, Die Tierwelt Deutschlands, 15, 1929.—10. Leuckart-Brandes, Die Parasiten des Menschen, 1886—1901.—11. Moquin-Tandon A., Monographie de la famille des Hirudinées, 1846.—12. Schleip W., Ontogenie der Hirudineen, Bronns Klass. und Ordn. Tierreichs. 4 Bd., 3 Abt., 4 Buch. Hirudineen; 2 Teil, 1936.—13. Zick K., Weiteres über Zucht und Fortpflanzung des mediz. Blutegels, Zool. Anz., 103, 1933.

SUR LA GRANDEUR DES SANGSUES MÉDICINALES À PROPOS DES ALIMENTATIONS FRÉQUENTES DE CES VERS

G. STCHEGOLEFF

Le Laboratoire de la Bdellologie de l'Institut de Médecine de Moscou

Résumé

Dans mes expériments sur les différences de la mode de nutrition chez Limnatis et Hirudo j'ai eu l'occasion d'obtenir une sangsue médicinale d'une grandeur enorme. L'origine, l'âge et le régime alimentaire de ce géant étaient bien connus. L'animal, ayant reçue pendant toute sa vie quatorze repas (deux fois il l'avait refusé) et âgé d'un an et sept mois, atteignit les dimensions colossales, en pesant 68,5 grammes. En s'allongeant, pendant la marche, il présentait environ 44 cm. de longueur. Le diamètre de sa ventouse à l'état de fixation atteignait 13 mm. Pendant toute sa vie il se portait très bien, se contractait promptement en olive, et ne vomissait jamais de sang. Il est généralement admis, que les sangsues médicinales peuvent pomper pendant un seul repas une grande quantité de sang et que d'un autre côté elles possèdent la faculté de supporter après son repas une très longe abstinence. Mais il reste inconnu et il manque des travaux speciaux pour savoir, à quel degré ces deux facultés incontestables sont des nècessités, qu'on doit toujours observer dans le régime alimentaire de ces annelides. Le cas de notre sangsue prouve avec évidence: 1) qu'une longue abstinence, même après la nutrition abondante, n'est pas toujours indispensable pour ces vers; 2) que la sangsue médicinale, qui reçoit ses repas assez souvent, est, tout de même, capable de sucer avec avidité de grandes quantités de sang;. 3) que la sangsue ainsi alimentée atteint vite un grand poids et 4) qu'en même temps elle manifeste tous les signes d'un animal, qui est en bonne santé.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 5

К МОРФОЛОГИИ ЭНДЕМИЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ ОЗЕРА БАЙКАЛ

I. Benedictiinae (Prosobranchia, Mesogastropoda)

2. Половые органы самца

М. КОЖОВ

Биолого-географический институт Иркутского государственного университета

О задачах предпринятого мною исследования байкальских эндемичных моллюсков уже говорилось в предыдущей статье, посвященной нервной системе Benedictiinae (Зоологический журнал, т. XX, вып. 4—5). В настоящей работе я описываю половые органы самца байкальских видов этой же группы.

Для исследования половых органов мною были использованы как фиксированные животные, так и свежий материал. Положение и форма органов и их придатков изучались посредством препарирования животных под бинокулярным микроскопом. Для выяснения более точных взаимоотношений различных отделов половой системы друг с другом и с другими органами, а также для гистологических и цитологических исследований, приготовлялись серии срезов как из цельного животного, так и из различных отделов половой системы.

Для анатомирования под бинокуляром материал фиксировался 80% спиртом или 4% формалином. Для приготовления серии срезов из цельного животного материал фиксировался обычно жидкостью Ценкера, смесями Орта и Рего, а также сулемой с уксусной кислотой. Для изучения клеточной структуры гонад употреблялись специальные методы фиксации, о которых будет сказано ниже при описании гонад. Зафиксированный материал обычным способом заливался в парафин. Срезы окрашивались гематоксилином Бёмера или Делафильда, или железным гематоксилином по Гейденгайну с подкраской эозином: применялись также окраска по Блохману, Маллори, окраска муцином и другими красками.

При изучении половых органов наибольшее внимание мною было уделено Benedictia baicalensis и Kobeltocochlea martensiana. Остальные виды (Benedictia limnaeoides, B. fragilis и B. maxima) были изучены с меньшей полнотой, но все же вполе достаточно для целей сравнения с первыми двумя видами.

Семенник у всех видов Benedictiinae располагается в области первых оборотов тела, рядом с печенью, от которой он отделен лишь тонкой прослойкой соединительной ткани. Семенник (рис. 1, *h*) состоит из многочисленных фолликулов. Стенки фолликулов построены из зачаткового эпителия и налегающей на него снаружи тонкой соединительнотканной прослойки, отделяющей один фолликул от другого. Зачатковый эпителий состоит из одного слоя клеток со светлой тонкозернистой протоплазмой и с округлыми, крупными ядрами, внутри которых обнаруживается одно, а иногда два ядрышка.

Фолликулы открываются в семепровод (рис. 1, *vd*), берущий начало почти в центральной части семенника; в своем начальном отделе он значительно расширен, но затем становится более узким. У выхода из семенника семепровод образует клубок, состоящий из массы тесно лежащих друг около друга петель, затем идет, лишь слегка извиваясь, вперед, вдоль колумеллярного мускула, и входит в простату (рис. 1, *pr*).

Простата крупная, почковидная, лежит между желудком и задней кишкой, в петле последней. Она представляет собой трубчатую желе-

зу: стенки трубочек построены из одного слоя высоких цилиндрических ресничных клеток с округлыми ядрами и с тонкозернистой протоплазмой, содержащей обычно капельки секрета, окрашивающегося при окраске железным гематоксилином с эозином в фиолетовый цвет. Между ресничными клетками вклиниваются мелкие опорные клетки.



Рис. 1. Половые органы Kobeltocochlea martensiana Dyb. Ув. 15.

p — penis; *pr* — простата; *vd* — семепровод; *h* — семенник

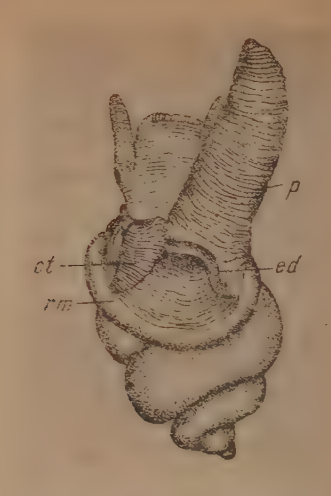


Рис. 2. Benedictia baicalensis Gerstf. Животное освобождено от раковины, мантия завернута назад. Ув. 3.

p — пенис; *ed* — задняя кишка; *ct* — жабра; *rm* — край мантии

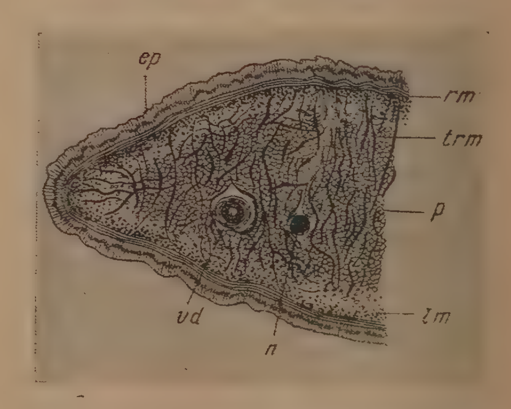


Рис. 3. Часть поперечного разреза через penis B. baicalensis. Ув. 30. Фиксация жидкостью Ценкера, окраска железным гематоксилином по Гайденгайну.

ep — эпителий; *rm* — кольцевая мускулатура; *lm* — продольная мускулатура; *trm* — дорзовентральная мускулатура; *vd* — семепровод; *n* — нерв

Трубочки впадают в довольно обширную полость, расположенную в центральной части простаты. Семепровод входит в простату с внутренней, вогнутой ее стороны и выходит недалеко от места входа. Войдя в простату, он сильно расширяется, и в стенке его обнаруживается продольная щель, через которую он сообщается с полостью простаты.

При изучении серий срезов через простату мне никогда не приходилось обнаруживать сперматозоиды в ее центральной полости или в просвете трубочек. Повидимому, секрет, вырабатываемый простатой и необходимый для жизнедеятельности спермы, поступает в семепровод через указанную щель в стенке последнего.

Пенис (рис. 1, 2, *p*), очень крупный у всех видов Benedictiinae, отходит от спинной поверхности туловища, позади правого щупальца. Форма его ланцетовидная у Kobeltocochlea и шпателевидная у видов рода Benedictia. Никаких особых придатков или выростов на нем нет. В расправленном состоянии он далеко выходит за пределы мантийной полости, прикрывая собою всю правую сторону головы.

Семепровод по выходе из простаты направляется снова вперед и входит в пенис. Внутри пениса он идет ближе к внутреннему краю последнего и окружен сильным слоем кольцевой мускулатуры.

Снаружи пенис покрыт эпителием из высоких и очень узких клеток (рис. 3, *ep*). Под эпителием лежит тонкий слой кольцевых мышц (рис. 3, *rm*), под которыми находится мощный слой продольных мышц (рис. 3, *lm*). Вся внутренняя часть пениса выполнена соединительной тканью, среди элементов которой преобладают крупные клетки с маленькими ядрами и крупными светлыми вакуолями. В соединительной ткани в разных направлениях пробегают сильные мышечные пучки (рис. 3, *trm*).

Для выяснения цикла половой жизни самцов Benedictiinae мною проводилось наблюдение в аквариумах и в природе преимущественно над B. baicalensis. Аквариумами служили крупные стеклянные сосуды вместимостью до 60—80 л. Дно аквариумов устилалось слоем песка толщиной до 3—5 см, на котором иногда подсаживалось несколько кустиков валиснерии. Температура воды в аквариумах поддерживалась на уровне 10—12° C и ниже, в зависимости от сезона года. Вода в летнее время сменялась 3—4 раза в месяц, зимой же не сменялась совсем и лишь различными способами обогащалась кислородом. Животные питались главным образом за счет налета из водорослей на стенках аквариума, часто они заглатывали даже грунт. Подкормки не производилось.

Заселение животных производилось в разное время года, поэтому в моем распоряжении для наблюдений всегда были как свежие животные, только что пойманные в Байкале, так и животные, давно жившие в аквариуме.

Наблюдения в природе велись в районе биологической станции в Больших Котах в течение круглого года. Зимой для этих наблюдений прорубались проруби на небольших глубинах над местами, где обычно водится B. baicalensis. Благодаря большой прозрачности воды в Байкале зимой, животные были очень хорошо видны на светлом фоне песков и доступны для наблюдений.

Для изучения функционального состояния половых желез и для изучения сперматогенеза материал брался исключительно в самом Байкале и фиксировался сразу же после вылова животных. Кусочки гонад фиксировались преимущественно хромосмиевыми смесями Шампи и Флемминга, а также жидкостью Ценкера, 1% раствором осмиевой кислоты и некоторыми другими фиксаторами. Часть кусочков обрабатывалась по так называемому новому методу Гольджи с целью выявления внутриклеточного сетчатого аппарата. За каждый сбор в течение лета, весны и осени фиксировались гонады, взятые не менее чем от 20—30 самцов B. baicalensis и несколько меньшего количества K. martensiana. В зимние месяцы это правило не всегда соблюдалось. После заливки кусочков гонад в парафин, приготовлялись срезы толщиной от 4 до 10 μ. Срезы гонад окрашивались преимущественно железным гематоксилином, а также по методу Куля. Срезы кусочков, обработанных по Гольджи, а также фиксированных осмиевой кислотой, изучались без окрашивания. Для изучения строения зрелых спермиев изготовлялись мазки из содержимого гонад или семепровода, которые фиксировались жидкостью Буэна и окрашивались кармином или гематоксилином.

Годовой цикл длительности семенной железы у Benedictiinae слагается из следующих стадий: 1) стадия покоя; 2) стадия подготовки к спермообразованию и 3) стадия спермообразования.

Стадия покоя приходится на зимние и ранневесенние месяцы — ноябрь — март. Просветы фолликулов семенников в это время свободны от массовых скоплений сперматогоний и сперматозоидов. Лишь небольшое число сперматогоний, почти не отличимых по форме и ве-

личине от клеток зачаткового эпителия, образует иногда небольшие скопления у стенок фолликулов.

Наблюдения в природе и в аквариумах показали, что животные, и особенно самцы, зимой ведут мало подвижный образ жизни. Они зарываются в грунт настолько, что остаются видимыми лишь их щупальцы, и выходят из грунта лишь время от времени на 1—2 часа для поисков пищи. Температура воды в Байкале зимой до вскрытия от льда в придонных слоях прибрежной полосы на глубинах 5—10 м колеблется около 0,5—1,0° С.

Весной (апрель — июнь) животные становятся оживленнее. Они чаще и на более долгий срок выходят из грунта и передвигаются в поисках пищи. В аквариумах именно в этот период больше всего гибнет самцов, вероятно вследствие недостатка пищи, тогда как самки оказываются более выносливыми.



Рис. 4.

a — *e*—сперматогоний из семенника B. baicalensis, июль—август. Ув. 1100. *e* — фиксация хромосмиезой смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; *bc* — фиксация смесью Шампи, окраска осмиевой кислотой по Колачеву; *d* – обработано по Гольджи; *f* — экваториальная пластинка при делении сперматогоний; фиксация сулемой с уксусной кислотой, окраска железным гематоксилином

В марте и апреле сперматогонии начинают усиленно размножаться, а в мае — июне полости фолликулов уже целиком выполняются сперматогониями. Температура воды в Байкале в середине июня достигает на глубине 10 м 4° С (весенняя гомотермия), а к концу июня повышается до 6—7°.

В июле — августе, когда температура воды на дне прибрежной полосы Байкала достигает своего максимума (12—15° С), наступает время созревания сперматозоидов, и к концу августа — началу сентября фолликулы семенников оказываются сплошь набитыми зрелой спермой. После этого у животных начинается самый деятельный период жизни — спаривание, растягивающееся до ноября.

Процесс сперматогенеза в сем. Hydrobiidae до сих пор известен лишь у Bithynia tentaculata [1]. Этот пробел могут до известной степени восполнить мои наблюдения над основными стадиями сперматогенеза у Benedictia baicalensis и частично у K. martensiana.

Величина сперматогоний, в зависимости от стадий роста, сильно колеблется; наиболее крупные из них у B. baicalensis достигают 20 μ по длинной оси, диаметр ядра — 11—12 μ. Ядра сперматогоний (рис. 4, *a*—*c*), круглые или овальные, тесно придвинуты к одному из полюсов клетки; на противоположном полюсе, где протоплазмы больше, при фиксации по Шампи и окраске железным гематоксилином, обнаруживаются черно окрашенные зерна и короткие нити, представляющие собой хондриому клетки. Эти зерна и нити густо концентрируются вокруг довольно крупного, овальной или неправильной формы образования, с довольно ясными, хотя и бледными контурами. Внутри этого образования обнаруживаются бледно окрашивающиеся

мельчайшие тельца, в виде петелек или пузырьков, тесно сидящих друг около друга и образующих нежную сеточку. Указанное образование неоднократно описывалось для половых клеток различных животных, в том числе и моллюсков, под различными названиями и по современным представлениям соответствует так называемому аппарату Гольджи с его производными [3]. Следуя терминологии Кушакевича [8], я буду называть это образование в дальнейшем статосферой. При обработке семенной железы по методу Гольджи (рис. 4, *d*) статосфера в сперматогониях принимает вид грубой черной сеточки, очень резко выделяющейся на фоне светлобурой плазмы. Хондриозомы при этом также импрегнируются, тогда как ядро выглядит светлым, бесструктурным. Центриолей в растущих сперматогониях наблюдать не удавалось.

Статосфера и окружающие ее зерна хондриомы обычно тесно налегают на ядро в виде шапочки. При делении сперматогоний, к концу профазы и к началу метафазы статосфера распадается. На ее месте в плазме к этому времени можно обнаружить центриоль, иногда двойную, окруженную светлым полем.

Размножение сперматогоний происходит, как правило, посредством обычных митотических делений, описывать которые нет надобности. Обособленные хромосомы у сперматогоний во время митоза становятся ясно различимыми лишь в стадии экваториальной пластинки. У B. baicalensis диплоидное число хромосом, повидимому, близко к 20.

Сперматоциты первого порядка во всем сходны со сперматогониями, но несколько мельче их; положение ядра, статосферы и хондриомы у них точно такое же, как у сперматогоний. Начало первого деления созревания характеризуется наличием типичных букетных стадий в ядре (рис. 5,*a*). Сначала хроматиновая нить (спирема) образует плотный тонкий букет (лептотенная стадия), затем она утолщается, укорачивается и приобретает ясно четковидный характер: цепочки из тонких зерен хроматина чередуются с более крупными (пахитенная стадия). Нередко можно при этом видеть сдвоенные и скрученные нити (стадия синтеза, или синапсиса), хотя ясной идивидуализации хромосом на этой стадии наблюдать не удается. Наконец нити становятся еще более толстыми и распадаются на отдельные сегменты, которые сильно укорачиваются и превращаются в тетрады (рис. 5, *b*). Форма тетрад различна; на препаратах они выглядят как крестики со щелями в центре, или четвероугольники, или скрученные мелкие, угловатые петли. В начальной стадии образования они ясно связаны друг с другом тонкой, слабо окрашивающейся, нитью; затем эта связь исчезает. У B. baicalensis можно насчитать обычно 10 тетрад, а нередко лишь 9, у K. martensiana — 10—11. Вскоре тетрады собираются по экватору клетки, образуя экваториальную пластинку (рис. 5,*c*), в которой они располагаются тесно друг около друга, а затем, в анафазе (рис. 5,*d*), делятся, образуя ядра дочерних клеток, т. е. сперматоцитов второго порядка (рис. 5,*e*).

Статосфера во время профазы хорошо различима. Сохраняется она также и во время образования тетрад (рис. 5,*b*), но в метафазе, ко времени образования экваториальной пластинки, как и при размножении сперматогоний, она теряет свои очертания и как бы расплывается в плазме. Повидимому, она распадается на округлые тельца (сферозомы), которые иногда можно наблюдать в начале анафазы в плазме клетки вместе с зернами и нитями хондриомы. Эти тельца очень слабо окрашиваются гематоксилином. В анафазе на полюсах клетки хорошо видны центриоли.

Хандриозомы в это время превращаются в тонкие зернистые нити,

которые располагаются вдоль веретена (рис. 5, *d*). Обычно можно насчитать у B. baicalensis 10—11 таких нитей, заходящих концами до полюсов делящихся клеток. Затем нити хондриомы перешнуровываются и распределяются по дочерним клеткам.

К концу анафазы и в телофазе статосфера восстанавливается и располагается в виде маленького тельца рядом с формирующимся дочерним ядром (рис. 5,*e*); но здесь она уже значительно меньших размеров, чем у сперматоцитов первого порядка. Хондриома снова концентрируется вокруг статосферы в виде мелких зерен и коротких палочек.



Рис. 5. Деление созревания у B. baicalensis, июль — август. Ув. 1100.

a — профаза первого деления созревания; фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме клетки — статосфера, зерна и нити хондриомы; *b* — тетрады при первом делении созревания; фиксация смесью Флемминга, окраска железным гематоксилином; *c* — экваториальная пластинка первого деления созревания; фиксация и окраска те же; *d* — конец анафазы первого деления созревания, фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме нити хондриомы, центриоли; веретено не изображено; *e* — телофаза первого деления; фиксация и окраска те же; в плазме — статосфера и зерна хондриомы; *f* — диады при втором делении созревания; фиксация смесью Флемминга, окраска железным гематоксилином; в плазме — статосфера; *g*, *h* — метафаза и конец анафазы второго деления созревания: фиксации смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме нити хондриомы и элементы статосферы (сфе. осомы); *i*, *k*, *l* — молодые сперматиды; *i*, *k* — фиксация и окраска те же; *l* — фиксация смесью Рего, окраска железным гематоксилином; в плазме нити и зерна хондриомы и статосфера, в ядре центриоль

Второе деление созревания быстро следует за первым. У B. baicalensis и Kobeltocochlea оно происходит обычно во второй половине августа, тогда как первое деление чаще наблюдается в первой половине августа. Однако у разных самцов время созревания или несколько опережает указанные сроки или запаздывает. Стадия профазы при втором делении созревания проходит быстро, вследствие чего на препаратах эта стадия встречается довольно редко. В профазе второго деления созревания хроматин ядра также собирается в клубок, а в конце профазы образуются диады. Диады значительно мельче тетрад (рис. 5, *f*) и выглядят как маленькие двойные зерна, петельки, колечки и т. д. Образующаяся затем экваториальная пластинка очень плотная, обычно с ясным просветом внутри. Статосфера при втором делении созревания, так же как и при первом, распадается; хондриома преобразуется в нити, распределяющиеся затем между дочерними клетками — сперматидами (рис. 5, *g*, *h*).

Молодые сперматиды (рис. 5, *i, k, l*) очень мелки, диаметр их не превышает 8—9 μ. Ядро сперматид вскоре принимает сферическую форму. В плазме ясно различима статосфера в виде кольчика или дуги, иногда с маленьким зерном в середине или без него, а также нити и зерна хондриомы.

Превращение сперматиды в сперматозоид при типичном сперматогенезе у обоих исследованных видов происходит следующим образом (рис. 6). Хроматин постепенно собирается по периферии ядра, тогда как центральная часть ядра становится светлой и перестает окрашиваться ядерными красками. Внутри ядра обнаруживается интенсивно окрашивающееся зерно. Хондриома формируется в зернистые, а затем в более плотные нити и, наконец, в образования в виде тонких, слегка

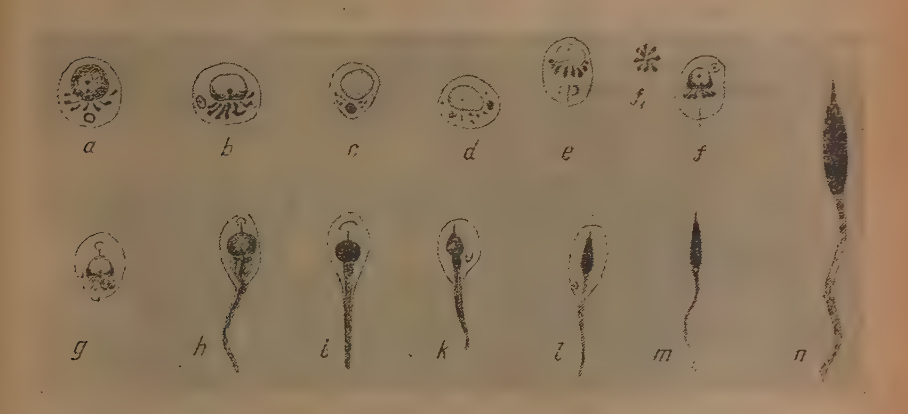


Рис. 6. Превращение сперматид в сперматозоиды у B. baicalensis при типичном сперматогенезе. Ув. 1100 (*n* — ув. 2300).

a, b — сперматиды: фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме хондриома в виде выгнутых палочек и акробласт; в ядре центриоль (одна или две); *c, d* — те же стадии при обработке по Гольджи; *e, f* — стадия колпачка; фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме (под ядром) розетка хондриомы, акробласт, осевая нить будущего жгута; f_1 — вид на розетку хондриомы с заднего полюса сперматиды; *g, h* — образование акрозомы, фиксация и окраска те же; акробласт на переднем полюсе ядра; *b, h* — нити хондриомы вытягиваются назад, за пределы клетки; *i, k, l* — конечные стадии сперматогенеза; фиксация и окраска те же; в плазме остатки акробласта; *m* — зрелый типичный сперматозоид; *n* — то же при увеличении 2300

вытянутых палочек, заостренных на одном конце и вздутых на другом. Эти палочки затем правильной розеткой располагаются в области заднего отдела будущей головки сперматозоида, ориентируясь узкими заостренными концами по направлению к центру ядра, к центриоле (рис. 6, *a, b, e, f*, f_1). Число их у B. baicalensis колеблется от 8 до 11. Статосфера сохраняет форму замкнутого или незамкнутого, слабо окрашенного кольца и располагается обычно сбоку от розетки хондриомы. При обработке по методу Гольджи статосфера выглядит как черная крошечная сеточка, резко выделяющаяся на светлом фоне плазмы (рис. 6, *c, d*). Впоследствии статосфера передвигается к переднему полюсу будущей головки сперматозоида и принимает участие в построении акросомы, следовательно представляет собой на этой стадии не что иное как акробласт. Вскоре ядро принимает форму колпачка или полушария; хроматин концентрируется главным образом в основании этого колпачка и отчасти по периферии, тогда как вся центральная часть остается светлой.

Осевая нить жгута будущего сперматозоида на этой стадии ясно

различима и тянется из центра основания колпачка к периферии клетки, выходя и за пределы последней. Иногда можно обнаружить тончайшую нить, идущую от проксимальной центриоли назад к основанию колпачка и вероятно связывающую ее с дистальной центриолью. Сбоку от осевой нити нередко можно обнаружить в плазме еще 2—3 зерна, происхождение и судьба которых остались не выясненными.

В дальнейшем ходе процесса формирования сперматозоида палочки хондриомы превращаются в округлые образования, располагающиеся под основанием будущей головки, обычно несколько отступя от нее, и уже менее интенсивно окрашивающиеся гематоксилином (рис. 6, *g*); вскоре они тесно прилегают друг к другу, образуя овальное, слабо окрашивающееся тельце. Это тельце затем вытягивается назад, отдельные его элементы принимают узко-лентовидный характер и тесно обтекают осевую нить будущего жгута (рис. 6, *h*). Акробласт в это время постепенно перемещается на передний полюс ядра и становится на вершину будущей головки. Внутри акробласта всегда хорошо различимо черно окрашивающееся зерно. Вскоре появляется короткая

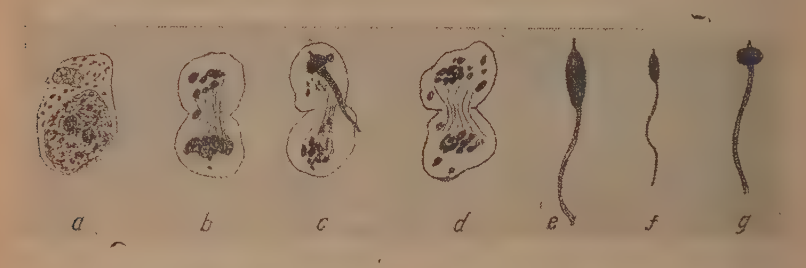


Рис. 7. Атипичный сперматогенез у B. baicalensis, октябрь — ноябрь. Ув. 1100. Фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином

a — сперматогоний атипичного ряда; *b*, *c*, *d* — различные картины анафазы делений созревания в атипичном ряде; *e*, *f*, *g* — сперматозоиды с темно окрашивающейся, но атипичной формой головки, появляющейся в результате неравномерного распределения хроматина при делениях созревания

нить, как бы вытягивающаяся из этого зерна, а кольцо акробласта оказывается на вершине нити (рис. 6, *g*, *h*). Нить превращается в акросому, а остаток акробласта переселяется в плазму и остается в ней видимым до окончательного формирования сперматозоида (рис. 6, *i*, *k*, *l*). Ядро, или будущая головка, сперматозоида постепенно вытягивается в длину и окрашивается более равномерно, а затем и очень интенсивно ядерными красками. В зрелом сперматозоиде в области шейки остается более светлое поле; иногда светлое поле можно наблюдать и в основании акросомы. У зрелого сперматозоида имеется лишь крайне трудно различимый, даже при предельно сильном увеличении микроскопа, слой цитоплазмы, обтекающий головку и продолжающийся дальше на жгут. Величина головки типичного сперматозоида у B. baicalensis (рис. 6, *m*, *n*) колеблется в пределах 5—7 μ в длину при 2—2,3 μ в ширину; жгут очень тонкий, достигает в длину до 150 μ. У K. martensiana сперматозоиды еще мельче.

К октябрю нормальное спермообразование заканчивается, и железа переходит в состояние покоя.

Наряду с нормальным сперматогенезом в гонаде всех видов Benedictiinae можно наблюдать и такие процессы, в результате которых развиваются атипичные сперматозоиды самой разнообразной и нередко крайне уродливой формы (рис. 7, 8).

Некоторые из этих сперматозоидов отличаются от типичных лишь по величине головки или по распределению в ней хроматина. Можно наблюдать сперматозоиды с очень крупной, достигающей 10—12 μ в длину, головкой и с очень маленькой, не более 3—4 μ (рис. 7, *e*, *f*); хроматин в головке может распределяться равномерно или неравномерно, причем богатой хроматином может быть лишь передняя часть головки, а задняя может оставаться светлой, почти свободной от хроматина (рис. 8, *n*). Головки с неравномерным распределеним хроматина можно встретить и у сперматозоидов, по величине и форме вполне сходных с типичными.

Другие формы сперматозоидов отличаются более резко от типичных. У некоторых из них головка круглая или даже вытянутая в поперечном направлении (рис. 8, *l*, *o*); иногда она окрашивается ядерными красками (рис. 7, *g*), но обычно почти совсем лишена хроматина. Жгут у таких сперматозоидов, как правило, очень широкий и окрашивается более интенсивно, чем головка. Размеры головки обычно колеблются между 1,5—3 μ, но иногда встречаются и более крупные и более мелкие. Очень часто такая головка лежит на передней, широкой



Рис. 8. Атипичный сперматогенез у B. baicalensis, октябрь — ноябрь. Ув. 1100

a — почкующийся сперматогоний; фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме хондриома, элементы статосферы (сферосомы); *b* — двуядерный сперматоцит; фиксация смесью Рего, окраска железным гематоксилином; одно из ядер дегенерирует, в плазме статосфера; *c* — двуядерный сперматоцит, обработано по Гольджи; над ядрами статосфера, а также зерна хондриомы; *d* — двуядерный сперматоцит; фиксация и окраска те же; *e* — почкование ядра сперматоцита; фиксация смесью Шампи, окраска железным гематоксилином; в плазме сильно окрашенная плотная лента хондриомы и элементы статосферы (сферосомы); *f* — две светлые головки сперматозоидов в одной клетке, в плазме акробласт; *g*, *h*, *i*, *k* — различные стадии формирования атипичных сперматозоидов; *l*, *m*, *n*, *o* — различные формы атипичных сперматозоидов; фиксация и окраска те же.

интенсивно окрашивающейся части жгута, как в ложечке (рис. 8, *g*, *h*, *l*, *k*); нередко жгут при этом загнут спиралью. Наконец, жгут может совсем отсутствовать, и светлая головка лежит на сильно окрашивающейся короткой ленте хондриомы. Можно обнаружить также двойники, когда две головки лежат рядом в общей плазматической оболочке, а жгуты отходят в разные стороны. Иногда такие двойники имеют окрашивающиеся головки, иногда светлые; бывает, что один член такой пары со жгутом, а другой без жгута (рис. 8, *f*). Наконец, можно встретить сперматозоиды, которые состоят как бы из одного темно окрашивающегося жгута, но без головки или с чрезвычайно маленькой головкой, сидящей на вершине жгута. Между всеми этими

формами атипичных сперматозоидов можно наблюдать многочисленные переходы.

Количество атипичных сперматозоидов в гонадах различных самцов сильно колеблется. У многих они довольно редки и приходится их отыскивать в поле зрения микроскопа, у других они встречаются в большем количестве, в некоторых же, более редких случаях, их не меньше, чем нормальных; наконец, у K. martensiana среди 30 исследованных в сентябре самцов попался один такой, у которого просветы фолликулов оказались сплошь выполненными исключительно уродливыми сперматозоидами.

Когда нормальный процесс сперматогенеза заканчивается и фолликулы гонады освобождаются от спермиев (октябрь — ноябрь), в просветах фолликулов всегда остается некоторое количество уродливых форм, различное у различных самцов. В еще большем количестве они встречаются в это время в клубке семепровода, просветы которого иногда бывают сплошь ими выполнены.

Процесс образования атипичных спермиев протекает в различных формах. Но в какой бы форме он ни проходил, всегда бросается в глаза хаотичность в распределении хроматина между дочерними клетками, явные и часто очень глубокие нарушения нормального хода делений тех поколений клеток, потомками которых являются атипичные сперматозоиды.

Сперматозоиды, отличающиеся от типичных лишь величиной головки, ненормально крупной или крайне мелкой, появляются в результате неравномерного распределения хроматина во время делений созревания, что изредка и удается наблюдать на препаратах гонад, зафиксированных осенью (рис. 7, *b*). Но наиболее уродливые из атипичных спермиев образуются в результате более глубоких нарушений процессов созревания. В массовых масштабах атипичный сперматогенез проявляется лишь глубокой осенью (октябрь — ноябрь), т. е. уже после того, как полностью закончен нормальный сперматогенез. В течение октября — ноября любая железа в той или иной мере охвачена процессами атипичного сперматогенеза, в котором принимает участие значительная часть оставшихся в фолликулах сперматоцитов. Некоторые из них приступают к делениям созревания, но деления эти, как правило, не успевают доходить до конца, и не полностью разделившиеся клетки уже приступают к образованию головки (рис. 7, *e*). Случается, что клетка совсем не перешнуровывается и в результате образуются двойники, т. е. два сперматозоида, головки которых лежат в общей плазме.

Можно с полной уверенностью утверждать, что атипичные сперматозоиды не принимают и не способны принимать участия в оплодотворении. Наиболее уродливые из них остаются в фолликулах и затем постепенно здесь же отмирают. Остальные, по мере их способности к движению, проникают в семепровод, но застревают в начальной, сильно извитой его части, в клубке, который и является как бы своеобразным фильтром, не пропускающим уродливые формы дальше вперед. В клубке почти всегда можно обнаружить значительные количества типичных сперматозоидов, а зимой в нем оказываются почти исключительно только они. Здесь они также постепенно отмирают, но некоторые сохраняются до весны. Кпереди от клубка атипичные сперматозоиды встречаются в семепроводе редко, а проникшие сюда, несомненно, также отсеиваются, особенно в передних извивах семепровода.

В половых органах самки, именно в полости семеприемника, я не смог обнаружить атипичных сперматозоидов ни одного из видов Benedictiinae, тогда как типичные обыкновенно выполняют сплошь всю его

полость. Косвенным указанием на неспособность атипичных спермиев к оплодотворению яйца является и то обстоятельство, что спаривание у Benedictiinae в ноябре заканчивается, тогда как именно в ноябре и позднее семенники продуцируют главную массу атипичных сперматозоидов.

Обсуждение результатов

Сходным с Benedictiinae мужским половым аппаратом, поскольку можно судить об этом по имеющимся в литературе сведениям, обладают из Prosobranchia лишь немногие роды обширного семейства Hydrobiidae. У американских родов Hydrobiidae (подсемейство Amnicolinae) пенис не простой, как у Benedictiinae, а двухветвистый. Лишь у рода Fluminicola широкий, лопатовидный пенис не образует ветвей, но зато имеет массовый полукруглый вырост на левой стороне, отсутствующий у Benedictiinae. У представителей широко распространенного подсемейства Bithyniinae, а также у рода Bithynella, неправильно отнесенного Тиле к подсемейству Hydrobiinae, и у близкого ему азиатского рода Mysorella пенис снабжен особым железистым придатком, которого нет у Benedictiinae. У видов рода Hydrobia по Круллю (Krull [9]) пенис образует на левой стороне небольшой соковидный вырост, такой же вырост, но в более оформленном виде, согласно моим еще не опубликованным данным, имеет пенис каспийских Micromelaniidae (Micromelania и др.). У Benedictiinae пенис не имеет такого выроста. Кроме того, у Hydrobia клубок семепровода выражен неясно и отодвинут, в отличие от Benedictiinae, к области желудка.

Из всех сколько-нибудь исследованных Hydrobiidae лишь у рода Lithoglyphus положение и форма различных отделов мужского полового комплекса вполне сходны с таковыми у Benedictiinae. У Lithogl. naticoides пенис, как и у Benedictiinae, простой (без выростков) и лишь относительно меньших размеров и более укороченный; семепровод по выходе из гонады образует, как и у Benedictiinae, плотный клубок, положение простаты точно такое же, но, по свидетельству Крулля, у Lithoglyphus она состоит из скоплений одноклеточных желез, а не представляет собою железу трубчатого строения, как у Benedictiinae; повидимому утверждение Крулля требует еще подтверждения. Таким образом, построение мужского полового аппарата Benedictiinae очень сходно с таковым рода Lithoglyphus; сходство между этими родами было установлено ранее также и в отношении строения нервной системы.

Типичный сперматогенез у Benedictiinae весьма сходен с таковым у Bithynia tentaculata, единственным представителем Hydrobiidae, у которого сперматогенез был исследован Анкелем (Ankel [1]). Явления, сопровождающие деления созревания сперматоцитов, поведение при этом статосферы, хондриосом и т. д. у Bithynia tentaculata хорошо соответствуют тому, что наблюдается в сперматогенезе у Benedictiinae. В атипичном сперматогенезе для Bithynia, так же как и для Benedictiinae, характерно появление различных форм атипичных сперматозоидов, а именно таких, у которых головка или совсем не содержит хроматина (апиренные спермии) или имеет его очень мало (олигопиренные спермии), или появление гигантских форм, резко превышающих величину типичных. Образование всех таких атипичных сперматозоидов Анкель объясняет нарушением регуляции процессов сперматогенеза, вследствие чего происходит неравномерное распределение хромосом во время делений созревания, что наблюдалось мною и у Benedictiinae. Однако Анкель не исследовал цикличность в деятельности

семенников у Benedictiinae в течение круглого года и не отмечает у них таких характерных для Benedictiinae явлений, как наличие более глубоких нарушений хода сперматогенеза, в результате чего появляются различные формы уродливых сперматозоидов, причем максимум явлений такого типичного сперматогенеза приурочен к тому времени, когда типичные явления в семенной железе уже закончились. Интересным, но не отмеченным в литературе по сперматогенезу у Prosobranchia, является и тот факт, что у Benedictiinae различные самцы имеют различную тенденцию к атипичному сперматогенезу вплоть до того, что некоторые, хотя и редкие, самцы производят исключительно атипичные спермии различных форм или бо́льшие количества последних, чем типичных. При этом обращает на себя внимание то обстоятельство, что наиболее уродливые формы сперматозоидов с дегенерирующим ядром появляются у Benedictiinae в результате амитотического деления сперматозоидов, что означает крайнюю степень нарушений хода сперматогенеза, причина которых остается неясной.

Наши наблюдения позволяют утверждать, что атипичные спермии не участвуют в оплодотворении и, как правило, остаются в семеннике или в извивах клубка, где и распадаются. Это служит для подтверждения того мнения, что у Benedictiinae атипичные спермии не имеют биологического значения и являются продуктом дегенерации.

Обращает на себя внимание приуроченность явлений созревания сперматозоидов у Benedictiinae к концу лета — началу осени, тогда как у всех сколько-нибудь известных в этом отношении пресноводных Prosobranchia сперматогенез проходит весной. Очевидно это связано с тем, что максимальная температура воды в прибрежной полосе Байкала наблюдается лишь в августе.

Выводы

1. Были исследованы половые органы самца всех байкальских видов Benedictiinae, оказавшиеся по своему строению весьма сходными у обоих родов этого подсемейства — Benedictia и Kobeltocochlea.

2. Мужской половой аппарат у Benedictiinae состоит из: 1) семенника, представленного в виде фолликулярной железы, расположенной в области первых оборотов, 2) семепровода, образующего у выхода из семенника густой клубок, 3) простаты, расположенной рядом с почкой и представляющей собой массивную железу трубчатого строения, 4) крупного ланцетовидного или шпателевидного пениса, отходящего позади оснований щупальцев и лишенного железистых или иных придатков.

3. По строению мужских половых органов Benedictiinae ближе всего стоят к некоторым родам семейства Hydrobiidae и в особенности к роду Lithoglyphus.

4. В годовом цикле деятельности семенников Benedictiinae намечаются: 1) стадия покоя (зима), 2) стадия подготовки к сперматогенезу (весна), 3) стадия спермообразования (август — сентябрь), совпадающая с максимальным прогревом придонных вод Байкала в прибрежной полосе (до 12—15°). Спаривание у всех видов Benedictiinae происходит в сентябре — октябре.

5. Наряду с типичными спермиями, семенники Benedictiinae продуцируют также атипичные самой разнообразной формы. Атипичные сперматозоиды развиваются в результате глубоких нарушений процессов созревания. Количество атипичных сперматозоидов у различных

самцов сильно колеблется: у некоторых они сравнительно редки, у других представлены в значительном количестве, а в некоторых, более редких случаях семенники продуцируют исключительно атипичные сперматозоиды. Явления атипичного сперматогенеза наблюдаются главным образом в октябре — ноябре, т. е. после того, как типичный сперматогенез уже заканчивается, хотя в незначительных размерах он имеет место и одновременно с типичным сперматогенезом. Атипичные сперматозоиды не участвуют в оплодотворении и, как правило, не проникают в половые органы самки.

Литература

1. Ankel W., Der Spermatozoendimorphismus bei Bythinia tentaculata u. Viviparus viviparus, Ztschr. f. Zellen u. Gewebel., Bd. I, 1924.—2. Bregenzer A., Anatomie u. Histologie von Bythinella dunkeri, Zool. Jahrb., Anat., v. 39, H. 2, 1915—1916.—3. Вильсон Э., Клетка, т. 1, 1936.—4. Dybowski W., Die Gasteropoden-Fauna des Baikalsees, St. Petersburg, 1875.—5. Seibold H., Anatomie der Vitrella quenstedti, Jahresber. Vaterl. Naturk., Würtemberg, 1904.—6. Simroth H., Gastropoda Prosobranchia, Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs, Bd. 3, Abt. II, Buch 1, 1896—1907.—7. Кожков М., Наблюдения над Benedictia baicalensis и другими Benedictiidae. Изв. Биолого-географич. ин-та, Иркутск, т. IV, вып. 1, 1928.—8. Кушакевич С., Исследования над диморфизмом мужских половых элементов у Prosobranchia, Зап. Киевск. об-ва ест., т. XXII, Киев, 1912.—9. Krull H., Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern, Zool. Jahrb., Abt. Anat., B. 60, 1935.—10. Robson G., On the Anatomy and affinities of Hypsobia nosophora, Ann. Mag. Nat. Hist., London, 8, 1921.—11. Robson G., On the Anatomy a affinities of Paludestrina jenkensi, ibid., 5, 1925.—12. Seshaiya R., Anatomy of Mysorella costigera, Rec. Ind. Mus., Calcutta, 32, 1930.—13. Thiele J., Revision des Systems der Hydrobiidae u. Melanidae, Zool. Jahrb., System., Bd. 55, H. 1/3, 1928.—14. Thiele J., Handbuch der systematischen Weichtierkunde, T. I, Jena 1929.

CONTRIBUTION TO THE MORPHOLOGY OF ENDEMIC MOLLUSCS OF THE LAKE BAIKAL

I. Benedictiinae (Prosobranchia, Mesogastropoda)

2. Male sex organs

M. KOSCHOV

Institute of biology and geography, Irkutsk State University

Summary

1. Male sex organs in all Baical species Benedictiinae proved to be very similar in both genera of the subfamily: g. Benedictia and g. Kobeltocochlea.

2. The male genital system of Benedictiinae consists of 1) a testiculum represented by a follicular gland located in the region of first turn, 2) the ductus ejaculatorius, which form at the exit from the testiculum a dense ball, 3) a prostatic gland located close to the kidney and representing a gland of tubular structure, 4) a large penis reminding a lancet or a spatel, taking origin behind the basis of tentacles and deprived of any glandular or other kind of appendices.

3. The yearly cycle of testiculum activity in Benedictiinae consists in: 1) a stage of rest (winter), 2) a stage of preparation to the activity (spring), 3) a stage of spermatozoa formation (August — September) coinciding with the maximum temperature of bottom waters in the coastal zone of the Baikal lake (up to 12—15° C). The breeding among all species of Benedictiinae takes place in September — October.

4. In addition to typical spermatozoa the testiculi produce atypical spermatozoa of a very variable shape which appear in a course of deep changes of their process of development. The number of atypical spermatozoa in different males is very variable: in some they are comparatively rare, in others they are represented in significant numbers, and in some the testiculi produce only atypical spermatozoa. The atypical spermatogenesis is observed in preference in October — November, after the period of the typical spermatogenesis, also there is a certain overlaping of both processes. The atypical spermatozoa do not take part in the insemination of the female and as a rule do not penetrate into the female's sex organs.

ВЛИЯНИЕ ЖЕЛЕЗ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ НА СОЗРЕВАНИЕ ПОЛОВЫХ ПРОДУКТОВ И ИМАГИНАЛЬНУЮ ДИАПАУЗУ У ОБЫКНОВЕННОГО МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА

Т. С. ДЕТИНОВА

Сектор борьбы с насекомыми Центрального института по малярии и медицинской паразитологии (зав. сектором — проф. В. Н. Беклемишев, дир. ин-та проф. П. Г. Сергиев)

В последнее время большое внимание стали уделять изучению гормонов беспозвоночных и в частности насекомых и влиянию этих гормонов на линьку, метаморфоз и созревание половых продуктов. Но гормоны, способствующие этим процессам, могут быт различны, и поэтому возможно, что в организме насекомого существует несколько источников выделения гормонов.

За последние годы появились указания на роль corpora allata при возникновении и ликвидации личиночной диапаузы Lucilia sericata [11]. Рядом работ доказано, что развитие половых продуктов у некоторых насекомых зависит также от деятельности corpora allata (Rhodnius по Wigglesworth [6]; Cimex по Mellanby [12]; Melanoplus по Weed [3].

Надо оговориться, что существовало и еще существует несколько точек зрения на источник выделения гормонов у насекомых. Часть авторов считала, что роль желез внутренней секреции выполняют эноциты, другие приписывали эту роль мозгу и, наконец, третьи — corpora allata. На инкреторной функции эноцитов мы не останавливаемся, так как никаких положительных данных в ее пользу авторами не приводится. Сторонники второй точки зрения считают, что мозг вырабатывает гормон метаморфоза (Кюн) и окукления [Конец (1922, 1927) на личинках Lymantria dispar и гусеницах Pieris brassicae, Ганштрем на бабочках Bombyx и Ephasia].

Инкреторная роль corpora allata не подлежит сомнению. Это видно, во-первых, из гистологических изменений, идущих в железе параллельно функциональным изменениям организма. Во-вторых, инкреторная роль corpora allata доказывалась экспериментально либо путем перевязки тела, либо путем инъекции гемолимфы от одной особи к другой, либо пересадкой corpora allata от особи к особи.

Роль corpora allata и внутримозговых железистых клеток при созревании половых продуктов и при линьках у насекомых

Насекомые		Melanoplus	Rhodnius	Cimex	Carausius	Lucilia	Бабочки	Anopheles	Drosophila
Corpora allata	Линька	—	+	—	+	+	—	—	—
	Созревание половых продуктов	+	+	+	—	—	+	+	+
Внутримозговые железистые клетки	Линька	—	+	—	—	—	+	—	—
	Созревание половых продуктов	—	—	—	—	—	—	—	—

Сводя все опубликованные до сих пор данные по этому вопросу, можно притти к выводу, что у одних насекомых corpora allata вырабатывают гормон линьки, у других — гормон созревания половых продуктов. Что же касается инкреторных клеток мозга, то, судя по имеющимся работам, у некоторых насекомых они играют роль при линьках, но о роли их в созревании половых продуктов пока ничего не известно. Полученные в настоящее время данные по этим вопросам сведены в таблицу.

Нам кажется, что у тех насекомых, которым свойственна имагинальная диапауза, проявляющаяся в торможении развития яичников, она связана также с железами внутренней секреции. Диапауза вызывается факторами, которые действуют на железы внутренней секреции, прекращая их деятельность, а тем самым и выделение гормонов. Отсутствие же гормонов в организме приводит насекомое в состояние полового покоя. Мы занимались изучением corpora allata у комаров Anopheles maculipennis messeae Fall и Anopheles maculipennis atroparvus v. Thiel, которым присуща имагинальная диапауза, и попытались найти связь между изменениями, происходящими в железах внутренней секреции — corpora allata и физиологическим состоянием самки. До сих пор эти железы у комаров вовсе не были описаны.



Рис. 1. Расположение corpora allata по отношению к другим органам у самки Anopheles maculipennis. Рисунок с микрофотографии. Цейсс, об. Д. ок. III (О). Гематоксилин с эозином из серии поперечных срезов

1 — доли corpora allata, *2* — аорта, *3* — стенка пищевода, *4* — стенка тела, *5* — мышцы, *6* — жировые доли

Corpora allata Anopheles представляют собой парный орган, расположенный в самом конце шейного отдела, в месте соединения шеи с грудью. Corpora allata лежат над пищеводом по бокам аорты (рис. 1). У двух подвидов комаров, изученных нами, они ничем существенным не отличаются друг от друга, кроме общих размеров и числа ядер (у более крупных A. m. messeae corpora allata несколько крупнее). Однако размеры железы тесно связаны и с физиологическим состоянием самки комара.

На поперечных срезах каждый corpus allatum представляет собой тело реже круглое, чаще сплющенное в дорсовентральном направлении. На продольных срезах форма железы овальная или сплющенно-овальная. В теле железы расположены многочисленные ядра, окруженные зернистой протоплазмой. В огромном большинстве случаев corpora allata имеют вид синпластов, но в отдельных железах можно было видеть просветы, напоминающие клеточные границы. Поэтому мы склонны считать, что железы имеют клеточное строение, но без помощи специальных способов обработки клеточные границы трудно обнаруживаемы.

К каждой из желез с передне-медиальной стороны непосредственно примыкает ganglion pharyngeum. Corpus allatum и ganglion pharyngeum каждой стороны покрыты общей оболочкой, которую чаще всего удается заметить по ее мелким чечевицеобразным ядрам: ядра эти значительно мельче, чем ядра corpora allata и ganglia pharyngea, и более сплющенные. Красятся ядра оболочки очень интенсивно гематоксилином. Иногда эта оболочка слегка отстает от тела железы; бывает она вид-

на и на тангентальных срезах. G. pharyngeum у комаров, как вероятно и у большинства других насекомых, представляет собою простое скопление нервных клеток, без невропиля. Поэтому название такого скопления нервных клеток ганглием, в сущности, не является правильным, но мы пользуемся им, так как это словоупотребление является общепринятым. Ганглий состоит из нескольких крупных клеток, границы которых почти везде видны отчетливо (рис. 2) Отростки нервных клеток, в тех случаях, где их удается увидеть, делятся Т-образно, причем одна из образующихся ветвей вступает в нерв, отходящий кпереди параллельно аорте, другая — в нерв, направленный к стенке пищевода. Ядра нервных клеток значительно крупнее ядер железы. Размер ганглия приблизительно равен размерам железы.

Мы провели серию опытов с самками A. m. messeae с тем, чтобы при помощи наложения лигатуры доказать роль corpora allata в активации яичников. Опыты наши сводились к следующему. Вышедшие с зимовки потенциально активные самки, способные после однократного кровяного питания нормально развивать яичники, кормились кровью. После того, как самка полностью насасывалась, через различные сроки на нее накладывалась лигатура. Лигатурой служил человеческий волос. В каждой серии опытов кормились также и контрольные самки, которым лигатура не накладывалась; контрольные самки во всех случаях дали нормальное созревание яичников.

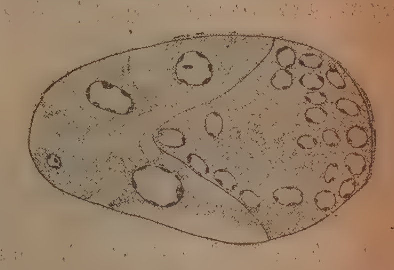


Рис. 2. Ganglion pharyngeum самки A. m. atroparvus. Охватывает медиальный край примыкающей к нему передней части соответствующего corpus allatum (последний на рисунке слева). Из серии поперечных срезов. Гематоксилин с эозином

Лигатура накладывалась двояко: у одних самок она проходила непосредственно позади головы, так что железы оставались вместе со всем остальным телом; у других — между I и II или II и III парой ног, так что железы оказывались разобщенными с яичниками.

Можно было ожидать, что в случае, если железы действительно выделяют гормон созревания яичников, то яичники будут нормально



Рис. 3. Комар с лигатурой, наложенной выше corpora allata

развиваться в первом случае и окажутся не развитыми во втором (рис. 3 и 4).

Были получены следующие результаты. Лигатура, наложенная непосредственно позади головы (т. е. выше corpora allata) сразу после приема крови или через некоторые интервалы времени, ни в одном случае не препятствовала нормальному развитию яичников, хотя лежащая впереди лигатуры голова и отмирала. Но в том случае, если лигатура

накладывалась на грудку сразу после приема крови, яичники никогда не развивались, хотя кровь переваривалась нормально. Они не развивались даже в том случае, если лигатура накладывалась в первые 5—6 часов после приема крови. Значит количество выделенного к этому времени гормона не является еще достаточным для того, чтобы активировать яичники (опыты велись при температуре 20—21°).

В том случае, если лигатура накладывалась на грудку позже, чем через 6 часов, яичники получали способность развиваться; значит количество гормона, выделенного к этому времени в гемолимфу, является достаточным для развития яичников. В некоторых случаях лигатурой почти совершенно перерезывалась грудка и тем не менее яичники развивались.

Подобные же результаты были получены Mellanby [12] для Cimex.

Мы поставили перед собой цель изучить функциональные изменения, происходящие в corpora allata у самок A. m. messeae и A. m. atroparvus, находящихся в различном физиологическом состоянии, и связать изменения, происходящие в железах, с состоянием, в котором находится данная самка.

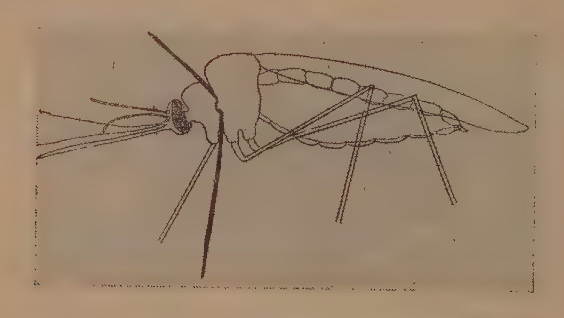


Рис. 4. Комар с лигатурой, наложенной ниже corpora allata

Были изучены железы следующих групп самок: 1) новорожденные; 2) выдержанные после окрыления без пищи в течение двух суток; 3) самки, накормленные кровью и находящиеся на разных стадиях пищеварения (в осенние месяцы); 4) самки, недавно отложившие яйца; 5) осенние самки, находящиеся в состоянии диапаузы; 6) самки, взятые с зимовки по окончании диапаузы; 7) самки на разных стадиях пищеварения по окончании диапаузы.

У новорожденных самок corpora allata малы, сплющены в дорсовентральном направлении и имеют правильные очертания. Протоплазма красится интенсивно базофильно. Ядра железы отчетливо выделяются из окружающей их протоплазмы, благодаря разнице в окраске между ней и ядерным содержимым (рис. 5).

В первые дни имагинальной жизни corpora allata значительно изменяются. Сравнивая между собою железы новорожденных самок с железами самок, выдержанных после вылупления несколько суток без пищи, мы заметили, что с возрастом комара увеличиваются как число ядер, в железах, так и размер самих желез. В железе новорожденной самки можно было найти 46—56 ядер, у самок выдержанных 2—3 суток голодными — до 97 ядер. Увеличение числа ядер в данном случае представляет, как нам кажется, нормальный процесс развития и роста и не связано с функциональным изменением железы. Рост железы и увеличение числа ядер в первые дни жизни происходят как у активных в половом отношении самок, так и у диапаузированных.

У осенних самок, взятых с дневок на разных стадиях гонотрофического цикла, в железах, наряду с общими чертами сходства, имеются

и некоторые различия. Общей для всех явилась интенсивная базофильная окраска, свойственная вообще всем активным в половом отношении самкам. Ядра хорошо выделяются из окружающей их протоплазмы. Основным отличием является количество хроматина в ядрах; его количество постепенно уменьшается к концу гонотрофического цикла. Железы слегка варьируют и в окраске; не исключена возможность, что эти изменения связаны со стадиями гонотрофического цикла.

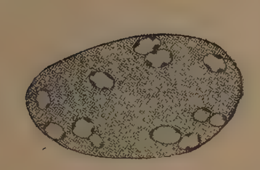


Рис. 5. Corpora allata новорожденной самки A. m. atroparvus. Из серии поперечных срезов. Гематоксилин с эозином. Рисунок с микрофотографии. Цейсс, об. Д. ок. 4 (III)

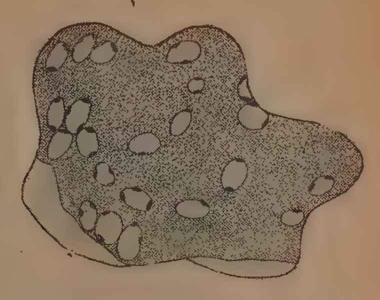


Рис. 6. Corpora allata самки A. m. atroparvus вскоре после откладки яиц. Из серии поперечных срезов. Гематоксилин с эозином. Рисунок с микрофотографии. Цейсс об. Д. ок. III (O)

В железах самок, взятых сразу после откладки яиц, протоплазма красится также интенсивно базофильно, благодаря чему ядра разко выделяются (рис. 6).

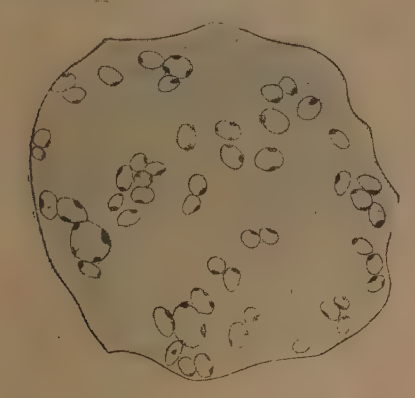


Рис. 7. Corpora allata самки A. m. messeae, взятой с зимовки 21.I.1940. Из серии поперечных срезов. Гематоксилин с эозином. Рисунок с микрофотографии. Цейсс, об. Д. ок. 4 (III)

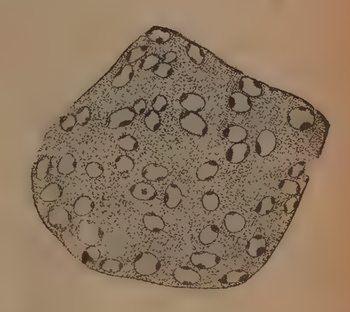


Рис. 8. Corpora allata самки A. m. messeae, закончившей диапаузу. Яичники самки развиваются нормально (реактивированная, на 6-й стадии по Селла). Железы типичные для активных самок. Из серии поперечных срезов. Гематоксилин с эозином. Рисунок с микрофотографии. Цейсс, об. Д. ок. 4 (III)

Железы жирных диапаузированных самок на поперечных срезах всегда имеют округлую форму (рис. 7). При окраске гематоксилином с эозином протоплазма оказывается бледной, розовой, что говорит об ее оксифильности. В редких случаях имеется лишь едва заметная примесь лиловатого оттенка. Ядра располагаются как бы тяжами, в неко-

торых местах плотно прилегают друг к другу, в других, наоборот, очень редки. Ядра крупные и имеют округлую форму, почти не выделяются из окружающей их протоплазмы, так как последняя очень бледна; оболочка ядер видна хорошо. Железы диапаузированных самок значительно крупнее, чем у активных.

Таким образом, совершенно очевидно, что при переходе самок из активного состояния в состояние диапаузы протоплазма железы меняет свою окраску и из базофильной переходит в оксифильную, что, вероятно, связано с прекращением деятельности железы, которая становится свободной от секрета. Железы самок, напившихся крови, по окончании диапаузы (рис. 8) весьма существенно отличаются от желез зимующих самок и в то же время они довольно мало изменяются на протяжении гонотрофического цикла. Протоплазма железы красится интенсивно гематоксилином в лиловый цвет (базофильная окраска), благодаря чему очень хорошо видны ядра с их светлым ядерным веществом. Изменчивыми оказались форма самой железы и размеры ядрышек; но эти последние, повидимому, не связаны с какими-либо функциональными изменениями в клетке.

Во время переваривания крови вначале замечается резкое уменьшение в размерах желез, но с последующим постепенным увеличением к концу пищеварения. Нам кажется вероятным, что уменьшение железы в размере в течение этого времени связано с постепенным выходом секрета в полость тела.

Во время всех опытов с вышедшими из диапаузы самками было замечено, что резкое изменение в отношении железы к краскам в основном наступает после принятия самкой крови.

Разница в окраске желез у активных самок и самок, находящихся в состоянии диапаузы, настолько резка, что не оставляет сомнения в различном физиологическом состоянии желез у этих двух групп самок и заставляет предполагать прямую зависимость между функциональным состоянием желез и активностью яичников.

На основании всего рассмотренного материала мы пришли к заключению, что причиной торможения яичников при имагинальной диапаузе Anopheles является переход в недеятельное состояние желез внутренней секреции — corpora allata.

Выводы

1. Corpora allata у комаров рода Anopheles, так же как и у ряда других насекомых, являются железами внутренней секреции, выделяющими гормоны, способствующие развитию яичников.

2. Лигатура, наложенная выше corpora allata, не препятствует развитию яичников.

3. Лигатура, наложенная ниже corpora allata прекращает доступ гормона к яичникам, последние не развиваются.

4. Corpora allata новорожденной самки значительно меньше по своим размерам, чем у всех других групп самок.

5. В первые дни жизни комара железы увеличиваются в размерах, независимо от того, является ли самка активной в половом отношении или диапаузированной.

6. Железы всех активных в половом отношении самок красятся гематоксилином с эозином интенсивно базофильно.

7. Железы диапаузированных самок красятся гематоксилином с эозином оксифильно и по своим размерам значительно крупнее, чем у активных самок.

8. Изменение в окраске связано с прекращением деятельности железы, которая становится свободной от секрета.

9. Максимальное увеличение желез в размерах происходит к концу зимовки.

10. По окончании диапаузы железы уменьшаются в размерах за счет выхода секрета в полость тела. После приема самкой крови такие железы красятся базофильно.

11. Причиной торможения яичников при имагинальной диапаузе Anopheles является переход в недеятельное состояние желез внутренней секреции — corpora allata.

Литература

1. Burtt E. T., On the corpora allata of dipterous insects, Proc. Roy. Soc., Ser. B., 124, 1937.—2. Burtt E. T., On the corpora allata of dipterous insects, Proc. Roy. Soc. London, Ser. B., 126, 1938.—3. Weed Y. G., Removal of corpora allata on egg production in the grasshopper Melanoplus differentialis, Pr. Soc. exper. Biol. and Med., N. Y., vol. 34, 1936.—4. Wigglesworth V. B.. Factors controlling moulting and metamorphosis in an insect, Nature, vol. 133, 1934.—5. Wigglesworth V. B., The function on the corpus allatum in the growth and reproduction of Rhodnius prolixus (Hemiptera), Quart. Journ. Micr. Sci., vol. 79, 1936.—6. Wigglesworth V. B., The physiology of ecclysis in Rhodnius prolixus (Hemiptera). II. Factors controlling moulting and «metamorphosis», Quart. Journ. Micr. Sci., vol. 77, 1935.—7. Wigglesworth V. B., Source of the moulting hormone in Rhodnius (Hemiptera), Nature, vol. 144, No. 3652, 1939.—8. Детинова Т. С. Влияние желез внутренней секреции на созревание половых продуктов и имагинальную диапаузу у обыкновенного малярийного комара. Экологическая конференция 15—20.XI. 1940, Тезисы докладов. Изд. АН УССР, Киев, 1940.—9. Imms A. D., On the larval and pupal stages of Anopheles maculipennis, Parasitology, I. 114, 1908.—10. Köller, Die innere Sekretion bei Virbellosen, Biological Review, No. 4, 1929.—11. Mellanby, K., Diapause and metamorphosis of the blowfly Lucilia sericata Meig., Parasitology, vol. 30, No. 3. 1938.—12. Mellanby K., Fertilization and egg production in the bedbug Cimex lectularius L., Parasitology, vol. 31, No. 2, 1939.—13. Nabert A., Die corpora allata der Insekten, Zt. wiss. Zool., Bd. 104. 1919.—14. Передельский А. А., Эндокринология беспозвоночных, Успехи современной биологии, т. IX, вып. 1, 1939.—15. Pflugfelder O., Bau, Entwicklung und Funktion der corpora allata und cardiaca von Dixippus morosus, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 149, 1937.—16. Pflugfelder O., Wechselwirkung von Drüsen innerer Sekretion bei Dixippus morosus Br., Zeitschr f. wiss. Zool., Bd. 152, Nr. 3, 1939.—17. Vogt M., Anatomie der pupalen Drosophila, Ringdrüse und ihre mutmassliche Bedeutung als imaginales Metamorphosenzentrum, Biol. Zbl., 61, 1941.—18. Fraenkel G., Pupation of flies initiated by a hormone, Nature, 133. 1934.—19. Fraenkel G., A hormone causing pupation in the blowfly Calliphora erythrocephala, Proc. Roy. Soc., Ser. B, 118, 1935.—20. Hadorn E. and Neel V., Der hormonale Einfluss der Ringdrüse (corpora allata) auf die Pupariumbildung bei Fliegen, Roux Arch., 138, H. 2, 1938.—21. Штейнберг Д. М., Регуляционные процессы при метаморфозе у насекомых, ИЗВ. АН СССР, серия биологии, № 4, 1939.

ON THE INFLUENCE OF GLANDS OF INTERNAL SECRETION UPON THE RIPENING OF THE GONADS AND THE IMAGINAL DIAPAUSE IN ANOPHELES MACULIPENNIS

T. S. DETINOVA

Department of insect control, Central Institute of Malaria and medical parastitology (Head of the department — Prof. V. N. Beclemishev, Director of the Institute — Prof. P. G. Sergiev)

Summary

Corpora allata of species in g. Anopheles are glands of internal secretion and produce hormones of sexual activity. These glands being a paired organ are located at the end of the neck region, at a junction of the neck and the thorax, just above the oesophagus side by side of the aorta; ganglia pharyngea are situated close to the corpora allata. The glands of just emerged females are small, they have very definite con-

tours and are a little flattened in dorsoventral direction. The protoplasm is stained by basophylic stains. Females kept for a few days after emergence even without food show an increase of gland size as well as the number of nuclei. These changes take place in sexually active females as well in the state of diapause. The glands of sexually active females at different moments of their gonotrophic cycle are stained very intensively by basophylic stains. On the otner hand, the protoplasm of glands in mosquitoes in diapause is steined by oxyphylic stains what depends very likely upon the absence of glandular activity. The largest size of the glands is reached toward the end of the wintering period.

The very first intake of blood after the period of the diapause makes the gland basophylic. The size rapidly decreases and reaches the size of glands in summer time. By using ligatures it could be shown that corpora allata have a close relation to the ovarial activity.

In cases when the ligature was tied above the gland immediately after the intake of blood or shortly afterwards the hormone could freely circulate in the body and the ovaries developed normally. When the ligature was tied behind the corpora allata the ovaries did not develop unless there has been an interval of six hours after the intake of blood. This indicates that during this interval the hormone could penetrate in sufficient quantity into the ovary.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 5

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВАРАКУШКИ [CYANOSYLVIA SVECICA (L.)] И ВЕРОЯТНЫЕ ПУТИ ЕЕ ЭВОЛЮЦИИ

Е. В. КОЗЛОВА

Зоологический институт АН СССР (дир.— акад. Е. Н. Павловский)

Вопросы, связанные с индивидуальной изменчивостью, изучены еще далеко недостаточно. Из работ, специально посвященных этому явлению, можно назвать лишь небольшое количество отдельных статей, принадлежащих разным авторам [3, 1, 8, 6, 5, 2, 4 и др.]. В трудах общего характера, касающихся изменчивости в широком смысле (например Робсон и Ричардс, интересующие нас вопросы также, конечно, нашли свое отражение.

Большинство авторов, признавая хорошо выраженные индивидуальные вариации за мелкие мутации, считает их наследственными (Рейниг, Ренш, Штреземан, Клейнер, Робсон и Ричардс), но не все склонны приписывать им известное значение в процессе формообразования. Наиболее решительно восстает против последнего предположения Ренш [6].

Как в работах, подтверждающих значение индивидуальной изменчивости в формообразовании, так и в трудах, оспаривающих его, авторы опираются на примеры, взятые ими из разных групп животных. Необходимо отметить, однако, что по большей части этот фактический материал приводится исследователями почти без всяких комментариев, без всякого анализа[1]. Так, Рейниг [5] говорит о том, что географические расы могут возникать не под влиянием климатических факторов, а в результате селекции, спонтанно появляющихся индивидуальных вариантов. В доказательство этого он приводит многочисленные факты существования индивидуальных вариантов, признаки которых совпадают с признаками ныне существующих географических рас, пространственно часто весьма отдаленных от того района, где встречаются упоминаемые им индивидуальные варианты. На этом все доказательство и заканчивается. Такой перечень фактов без анализа их связи и истории далеко не убедителен и по существу никакого материала для суждения не дает. Казалось, следовало бы поступать иначе: вместо того, чтобы сразу делать выводы на основании непроанализированных фактов, сначала приступить к подробному рассмотрению фактического материала — в данном случае индивидуальных вариаций отдельных видов — и уже затем делать соответствующие выводы.

Желая более или менее всесторонне изучить индивидуальную изменчивость в пределах одного вида, я остановилась на варакушке.

Варакушка принадлежит к монотипичному роду Cyanosylvia, ближайшими родственниками которого являются зорянки и соловьи (роды Erithacus и Luscinia). Некоторые систематики, как известно, даже объединяют варакушек в один род с соловьями (Хартерт, Дементьев).

Ареал, занимаемый в настоящее время описываемым видом, очень обширен, он простирается от западных границ Франции и Скандинавии через всю Европу (к югу почти до 45°), Западную и среднюю Сибирь. Севером Сибири он доходит до Чукотского края и Камчатки, югом — несколько не достигает Байкала. Кроме того варакушка гнездится в Казахстане, Киргизии, Узбекистане и Таджикистане, а также в северо-западной Монголии, Кашгарии и Кашмире. На юге, в западной части ареала, имеются изолированные колонии в Испании, а на

---

[1] Исключение в этом отношении до известной степени составляют только работы Штреземана, который в своих Mutationstudien несколько более подробно останавливается на каждой изученной им мутации.

востоке — такая же отдельная колония занимает Закавказье и Северный Иран.

Варакушки — скрытные птицы, населяющие речные долины, берега озер и болота, поросшие кустарниками или камышами. На севере они обыкновенны в кустарниковой тундре, на юге характерны для субальпийской зоны некоторых горных хребтов, с зарослями карликовой березки и тальников, а в низких частях Средней Азии селятся и в совершенно сухих местах по кустарникам, в зарослях сорняков на старых стойбищах и т. п. Таким образом стации, занимаемые варакушкой, очень разнообразны. Поведение ее везде одинаковое; она всегда прячется на земле, в густых зарослях, ловко прыгает, шныряя между стеблями растений, пищу разыскивает преимущественно на земле и на земле же делает гнездо. Лишь во время пения самцы на некоторое время показываются на верхних ветках кустарников. В брачный период — это очень агрессивная птица, с резко выраженным инстинктом защиты своей гнездовой территории.

В нарядах варакушки хорошо выражен половой, возрастный и сезонный диморфизмы. На пространстве обширного ареала варакушки насчитывают до десяти географических рас или подвидов (рис. 1), которые отличаются друг от друга главным образом общим оттенком окраски верхней стороны тела, в некоторых случаях оттенком синего пластрона на горле у самцов и в одном случае размерами. В общем эта географическая изменчивость варакушки выражена слабо; отличия подвидов в окраске могут быть обнаружены лишь на больших сериях самцов как в летнем, так и в свежем осеннем наряде; на самках отличия видны еще слабее. Единственным исключением является хорошо дифференцировавшаяся, изолированная закавказская раса. Наряду со слабо разошедшимися географическими расами этот вид обнаруживает еще очень ярко выраженную изменчивость в окраске, несколько иного характера, которая не совпадает с подвидовой изменчивостью и носит, повидимому, гораздо более древние черты. Эта изменчивость в окраске охватывает совершенно определенные участки оперения, а именно область горла и наблюдается только у самцов. В пределах отдельных географических рас, в одних и тех же стациях, в непосредственном соседстве друг с другом гнездятся пары варакушек с различно окрашенными самцами. Так в Закавказье, в пределах ареала C. s. magna (Zar. et Loud.) весною встречаются самцы с сплошным синим пластроном в области горла, с синими перьями на горле, имеющими белые основания, и с белым горловым пятном на синем фоне Те же вариации, но в иных процентных отношениях друг к другу, мы найдем на территории Западной Европы, внутри ареала, C. s. cyanecula (Wolf.). В средних и южных районах Европейской части Союза. в пределах ареала C. s. occidentalis (Zar.), мы обнаружим самцов с белым горловым пятном на синем фоне, самцов с рыжим горловым пятном, птиц с белыми перьями на горле, имеющими некоторую примесь рыжей окраски, и, наконец, правда очень редко,— самцов со сплошным синим пластроном. Та же вариация в окраске, но снова в иных процентных отношениях обнаруживается в горах Таджикистана и в Кашмире — на территории расы C. s. abbotti (Richm.). Население остальных частей Азии, низменностей Туркестана и почти всей Сибири окрашено более однообразно — почти все самцы имеют рыжее горловое пятно. Количественное соотношение разноокрашенных особей в пределах ареалов отдельных подвидов, выраженное в процентах, показано в таблице.

Учитывая все вышеупомянутые особенности изменчивости окраски самцов варакушки, совместное обитание разноокрашенных самцов

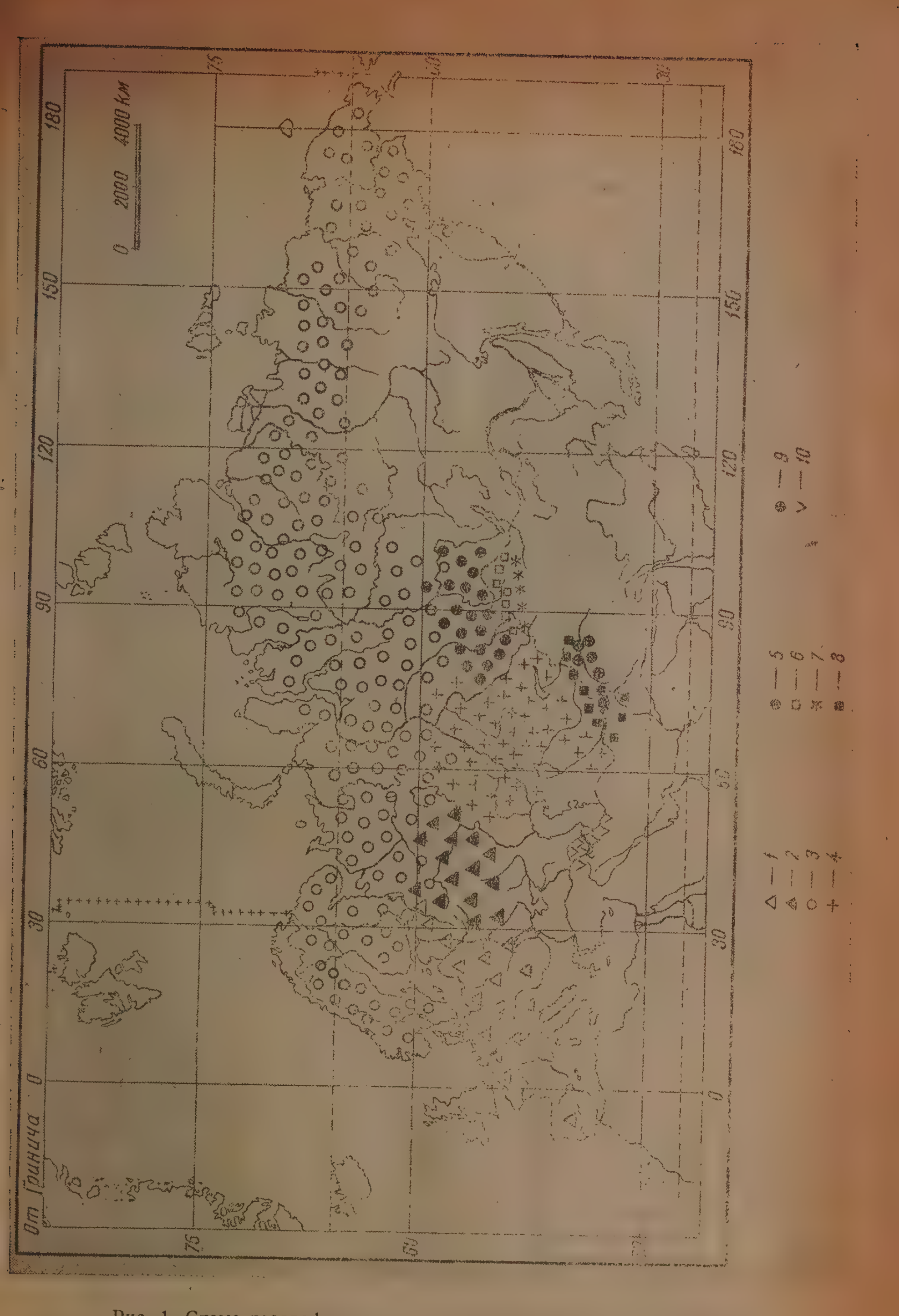


Рис. 1. Схема географического распределения подвидов варакушки

1 — C. s. cyanecula (Wolf.), *2* — C. s. occidentalis (Zar.), *3* — C. s. svecica (L.), *4* — C. s. pallidogularis (Zar.), *5* — C. s. saturatior (Sushk.), *6* — C. s. altaica (Sushk.), *7* — C. s. kobdensis Tug., *8* — C. s. abbotti (Richm.), *9* — C. s. kashgariensis (Tug.), *10* — C. s. magna (Zar et Loud.)

Схема процентного распределения разноокрашенных самцов варакушки

Подвиды и их ареалы[1]	Окраска горла (в процентах)				
	белое горловое пятно	сплошной синий пластрон	синие перья на горле с белыми основаниями	рыжее горловое пятно	рыжие перья на горле с белыми основаниями
C. s. cyanecula (Wolf.), Западная Европа	83,3	10,0	6,7	—	—
C. s. cyanecula (Wolf.), Испания[2]	30,0	60,0	10,0	—	—
C. s. magna (Zar. et Loud.), Закавказье и Северный Иран	30,0	50,0	20,0	—	—
C. s. occidentalis (Zar.), Европейская часть Союза к востоку до Волги, к северу до Вятки	31,1	3,0	—	11,1	54,8
C. s. svecica (L.), Север Европы	10,4	1,0	—	72,7	15,9
C. s. svecica (L.), Северная Сибирь	—	—	—	93,0	7,0
C. s. pallidogularis (Zar.). Равнины Средней Азии	—	—	—	94,6	5,4
C. s. kobdensis Tug., Северо-западная Монголия	—	—	—	85,7	14,3
C. s. saturatior (Sushk.), Сибирь от Енисея до Байкала, кроме тундры	—	—	—	93,0	7,0
C. s. abbotti (Richm.), Таджикистан и Кашмир (горы)	42,8	Цифровых данных нет	—	17,8	39,4

внутри одного и того же ареала и отсутствие каких-либо отличий в образе их жизни, орнитологи до сих пор считали, что отмеченная изменчивость должна быть отнесена к категории индивидуальных вариаций. Правда, в 1820 г. варакушка со сплошным синим пластроном была описана как новый вид C. wolfii Brehm, но позднее от этого мнения отказались.

Перейдем к анализу этого явления на основании имеющегося в коллекциях конкретного материала и некоторых исторических предпосылок.

Прежде всего интересно поставить вопрос, была ли какая-нибудь последовательность в возникновении имеющихся сейчас налицо признаков или особи, обладавшие этими разными признаками, возникли сразу, ведя свое начало от какой-нибудь теперь уже не существующей формы. Теоретически этот вопрос, конечно, трудно разрешить, но если разобрать наш материал, то пути для его разрешения намечаются.

Из всего многообразия разноокрашенных самцов в брачном наряде (коллекции ЗИН АН по взрослым самцам в осеннем наряде недостаточно богаты и могут служить лишь в качестве подсобного материала) можно выделить три основных типа: варакушек с белым горловым пятном на синем фоне, птиц с сплошным синим пластроном без всякого пятна и птиц с рыжим горловым пятном на синем фоне. Остальные показывают лишь как бы различные стадии в развитии того или иного из этих основных типов. Таким образом можно проследить постепенность выработки того или иного признака. При ближайшем изучении материала это явление представляется определенным процессом, тесно связанным, повидимому, с эволюцией в окраске вида в целом. Если это действительно процесс, имеющий свою историю, то ка-

[1] Внутри ареалов рас C. s. altaica (Sushk.) и C. s. kashgariensis Tug. все 100% самцов имеют рыжее горловое пятно.

[2] Проценты для Испании даны ориентировочно.

ков же был вероятный ход его? Другими словами, возникает вопрос, какой из трех основных существующих сейчас типов окраски можно было бы считать исходным или наиболее близким к исходному, носящим относительно более примитивные черты? Наводящие соображения для разрешения этого вопроса можно получить из сличения основных типов окраски самцов в брачном наряде с типами окраски самцов в осеннем наряде, с нарядами самок варакушек или молодых птиц того же вида.

Брачный наряд самца какого-нибудь вида (при наличии сезонного диморфизма, обусловленного особой предбрачной линькой) принято, как известно, считать конечным этапом (на данном моменте эволюции) в развитии окраски этого вида. Этому наряду предшествует целый ряд относительно более примитивных нарядов: наряд молодых птиц, наряд самок и, наконец, наряд самцов, который они носят во внебрачное время. Таким образом, если брачный наряд одного из вариантов оказался, например, сходным с осенним нарядом другого варианта, то можно было бы считать, что первый вариант носит по отношению ко второму более примитивные черты.

Необходимо несколько остановиться на осенней окраске самцов изучаемого вида, которая в литературе недостаточно выяснена. У самцов двух типов окраски осенью подбородок беловатый и синий пластрон отсутствует (от него остаются лишь синие «усы» на боках горла и узкое синее ожерелье); у одного из них на горле белые блестящие перья, у другого на горле рыжее пятно. У самцов третьего типа окраски имеется синий пластрон с белым горловым пятном. До сего времени, насколько мне известно, не было попыток установить соотношения разных типов окраски самцов варакушки по сезонам, т. е. выяснить, какому типу брачного наряда соответствует тот или иной тип осеннего наряда. Проще всего было бы разрешить этот вопрос непосредственным наблюдением над линькой птиц. Но и помимо этого, сходные наряды у разноокрашенных самцов намечаются довольно ясно. Так, самцы, имеющие весной белое горловое пятно на синем фоне, осенью имеют беловатый подбородок и блестящие белые перья на горле; самцы с рыжим горловым пятном на синем фоне надевают осенний наряд с беловатым подбородком и рыжим горловым пятном; наконец, брачный наряд со сплошным синим пластроном соответствует осеннему наряду с синим пластроном (подбородок тоже синий) и белым горловым пятном.

Сличение всех этих типов окраски брачного и осеннего нарядов показывает, что тип брачного наряда с белым горловым пятном на синем фоне ничем не отличается от осеннего наряда тех самцов, которые в брачную пору имеют сплошной синий пластрон, и, следовательно, носит по сравнению с последним более примитивные черты. Кроме того, осенний наряд самцов того же типа окраски с белым горловым пятном на синем фоне ближе к наряду молодых самок варакушек, чем осенние наряды самцов, принадлежащих к другим типам окраски. Таким образом, можно предполагать, что тип окраски, характеризующийся весною белым горловым пятном на синем фоне, более близок к исходной форме, чем другие.

Для проверки этого предположения мы снова обратимся ко всему многообразию разноокрашенных самцов в брачном наряде; посмотрим, нельзя ли составить непрерывный ряд или непрерывные ряды самцов варакушек, на которых отобразилось бы последовательное развитие разных типов окраски из одного, по нашим наводящим соображениям являющегося наиболее близким к исходному. Оказывается, большие серии самцов разного типа окраски действительно можно расположить

таким образом, что они составят два отдельных ряда, начинающиеся как бы от одного общего корня — от типа с белым горловым пятном на синем фоне; один ряд отобразит постепенный ход развития из белого горлового пятна на синем фоне — типа окраски с сплошным синим пластроном, а другой ряд — ход развития типа с рыжим горловым пятном из того же белогорлого.

В первом ряду белые перья горлового пятна на каждом последующем экземпляре будут постепенно превращаться в синие, начиная от вершины каждого пера (изменение окраски пера всегда начинается с вершины), пока белыми останутся только основания перьев, и наконец, на последних в ряду экземплярах и эти белые основания исчезнут, и белые перья нацело станут синими. Во втором ряду соответственно на каждом последующем экземпляре рыжая окраска будет захватывать все большее пространство вершинной части белых перьев, пока на последних в этом ряду экземплярах не дойдет до их оснований.

Самые процессы изменения окраски перьев в обоих случаях различны. Для превращения белого пера в синее нужно, чтобы изменилась структура пера. Для того чтобы белое перо стало рыжим, нужно только, чтобы в клетки белого пера, в котором нет никакого пигмента, проник соответствующий меланин.

Можно кроме того отметить, что в нашем случае с самцами варакушки первый процесс приводит к более сложному результату — к изменению рисунка оперения, а второй — лишь к изменению окраски при наличии одного и того же рисунка.

Обратимся теперь к географическому распределению наших разноокрашенных самцов на фоне общего распространения вида в целом (безотносительно к географическим расам) (рис. 2). Прежде всего следует обратить внимание на то, что ни один из типов окраски не распространяется по всему ареалу вида; наоборот, отдельные комбинации этих типов довольно хорошо локализованы географически. Тип окраски, характеризующийся сплошным синим пластроном, со всеми стадиями своего постепенного развития, встречается только там, где имеются варакушки с белым горловым пятном на синем фоне, и таким образом составляет как бы группу разных типов окраски, чем еще раз подчеркивается их эволюционная связь. Они занимают главным образом западную и южную части ареала вида, а именно: Западную Европу, включая колонию в Испании, Закавказье и Северный Иран, а также горы Кашмира и Таджикистана. Тип окраски с белым горловым пятном на синем фоне всегда встречается в комбинации с каким-либо другим типом — как мы считаем,— его производным.

Самцы, принадлежащие к типу окраски с рыжим горловым пятном на синем фоне, занимают восточную и северную части ареала вида, доходя на западе до Подолии (югом) и Скандинавии (севером). На территории Европейской части Союза (за исключением крайнего севера) они составляют смешанное население с варакушками, имеющими белое горловое пятно на синем фоне, и с особями, находящимися на разных стадиях развития рыжего пятна на горле. Тип окраски с рыжим горловым пятном является единственным, составляющим чистое население (без примеси других типов) на пространстве огромного ареала — на всей территории средней и северо-восточной Сибири, а также низменных районов Средней Азии (к югу доходя до Кашмира). Особи с неполным развитием рыжего горлового пятна, наиболее многочисленные в Восточной Европе и по южной окраине Средней Азии, встречаются единично в долине р. Оби, в Тургайской степи



Рис. 2. Схема распределения разноокрашенных самцов варакушки внутри ареала вида. Горизонтальной штриховкой показано распределение самцов варакушки с белым горловым пятном, косой штриховкой с северо-запада на юго-восток — самцов с сплошным синим пластроном, косой штриховкой с северо-востока на юго-запад — самцов с рыжим горловым пятном. Частота штрихов в районах со смешанным населением примерно соответствует процентным отношениям встречаемости различно окрашенных особей

и еще реже в районе верхнего течения Ангары и в северо-западной Монголии.

Таким образом, говоря в общих чертах, западная и южная части ареала вида принадлежат варакушкам с белым горловым пятном и со сплошным синим пластроном, северная и восточная — варакушкам с рыжим горловым пятном.

Исторически ход такого распределения варакушек, принадлежащих к разным типам окраски, связанный с постепенным развитием этих признаков и с одновременным расселением вида, можно представить себе в схеме следующим образом.

Варакушка, судя по ее общему распространению[1], является птицей, корни происхождения которой надо искать на западе и юге — может быть в Средиземноморье; к востоку она, по всей вероятности, распространялась до Кашмира. Ее изолированные сейчас колонии в Испании, а также в Закавказье и в Северном Иране, мне кажется, следует считать остатками древнего, обширного, когда-то сплошного ареала. Первый период своей истории, включая четвертичное оледенение, варакушка пережила в тех же относительно южных широтах и лишь в послеледниковое время она из западных частей Средиземноморья, вместе с остальной фауной, начала расселение к северу, в средние районы Западной Европы, а затем и в Восточную Европу. Более поздним этапом ее истории было проникновение восточноевропейских варакушек на север Палеарктики. Восточные популяции варакушки, населявшие Кашмир и Таджикистан, в своем расселении к северу постепенно осваивали Среднюю Азию.

В качестве рабочей гипотезы можно выдвинуть предположение, что на первых этапах эволюции вида варакушка существовала лишь в одном белогорлом типе окраски, из которого постепенно развивался второй — со сплошным синим пластроном, распространявшийся тогда спорадично по всему бывшему ареалу вида — от Испании на западе до Кашмира на востоке. Рыжегорлой варакушки тогда еще не существовало. Расцвет типа окраски со сплошным синим пластроном относится, повидимому, к тому времени, когда варакушка обитала только на юге. Ее расселение из западных частей ареала к северу было моментом начала некоторой географической дифференциации разноокрашенных самцов. В новых условиях обитания, в низменностях Западной Европы, постепенно начинают количественно преобладать птицы с белым горловым пятном. Особи со сплошным синим пластроном как будто больше не поддерживаются отбором на большем пространстве ареала вида. Так или иначе, мы знаем, что в настоящее время эти последние значительно преобладают над белогорлыми варакушками только на остатках древнего ареала вида на западе в горах Испании, Закавказья и Северного Ирана; в Западной Европе они составляют лишь незначительный процент населения, а до Восточной Европы доходят лишь единичными особями.

Ареной выработки и развития нового признака в окраске вида — рыжего горлового пятна на синем фоне — явились, с одной стороны, Восточная Европа, а с другой — юго-восточные пределы Средней Азии. Этот последний тип окраски был подхвачен отбором, закрепился и ока-

[1] В восточной части Азии она, повидимому, совершенно отсутствует. Предположительное существование гнездовых колоний ее в Манчжурии (раса C. s. weigoldi Kleinschm.) и Тянь-шане (C. s. przewalskii Tug.), насколько нам известно, не подтверждается ни непосредственными наблюдениями над ее гнездованием в этих районах, ни коллекционными материалами, относящимися бесспорно к гнездовому времени; это предположение было основано на нахождении экземпляров, которые могли быть пролетными.

зался настолько стойким, что в процессе расселения вида завоевал весь север Европы и всю Азию, которая осваивалась, таким образом, с запада и с юга, где он процветает и сейчас.

Трудно думать, конечно, чтобы какой-либо из рассмотренных нами признаков окраски сам по себе мог служить объектом отбора; по всей вероятности, данные вариации в окраске коррелируют с какими-нибудь другими, более существенными, полезными для вида признаками. Как известно, обнаружить и доказать существование какой-либо корреляции двух или нескольких признаков чрезвычайно трудно, и еще Дарвин подчеркивал, «что когда изменяется одна часть организма и изменения накопляются путем естественного отбора, возникают и другие изменения самого неожиданного свойства!» (Дарвин, Изд. АН, т. 3, 1939).

Так или иначе, в настоящее время разноокрашенные самцы варакушки (несмотря на их совместное обитание во многих частях ареала вида) в значительной степени уже локализовались географически. Можно думать, что последующие этапы отбора, следуя по уже наметившимся направлениям, приведут к полной географической дифференциации варакушек, принадлежащих к разным типам окраски, и к исчезновению особей, находящихся сейчас на разных стадиях развития изученных признаков. Необходимо отметить, однако, что все описанные здесь процессы проходили и проходят, повидимому, чрезвычайно медленно; наряду с ними в организме варакушки происходит, конечно, и ряд других изменений, в частности в разных районах обитания изменяется общий оттенок окраски верхней стороны тела и синего пластрона (признаки нынешних слабо охарактеризованных подвидов варакушки). Дивергенция этих признаков, начавшись позже дивергенции окраски горлового пятна, проходит быстрее. В результате мы сейчас имеем в общем довольно сложную картину изменчивости окраски Cyanosylvia. На большей части территории Азии и крайнего севера Европы, где географическая локализация птиц с рыжим горловым пятном в общем закончилась, к настоящему времени уже успело развиться несколько слабо дифференцированных форм, отличающихся общей окраской оперения. Таким образом, исторический момент, когда вся азиатская (за исключением крайнего юга ареала) и североевропейская популяция представляли одну группу самостоятельного таксономического значения на базе изученных признаков горлового пятна,— уже прошел. Сейчас эта единая прежде группа разбилась на несколько групп под влиянием разнообразных условий обитания, стимулировавших отбор по разным другим признакам.

В Западной и Восточной Европе географическая локализация варакушек с разно окрашенным горлом еще не закончилась, а между тем, по наметившемуся признаку общей окраски верхней стороны тела, эти две популяции уже можно различить. Надо думать, что в будущем когда в Западной Европе локализуются варакушки с белым горловым пятном, а в Восточной Европе — с рыжим (этот прогноз позволительно сделать на основании преобладания этих типов окраски в означенных районах), мы будем иметь две формы C. s. cyanecula, которые будут отличаться друг от друга не только общей окраской верхней стороны тела, но и горловым пятном. Принципиально то же самое можно сказать и о закавказской и испанской популяциях.

Литература

1. Chapman E., Mutation among birds in the genus Buarremon, Bull. Amer. Mus. N. H., New York, 48, 1923.—2. Dementiev G., Sur quelques cas de parallelisme des variations géographiques et individuelles chez les oiseaux, C. R. 9-me Congr. Orn. intern.,

Rouen, 1938.—3. Jordan K, Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation, Z. wiss. Zool, 83, 1905.—4. Kleiner A., Rassenprobleme, C. R. 9-me Congr. Orn. intern., Rouen, 1938.—5. Reinig W., Über die Bedeutung der individuellen Variabilität für die Entstehung geographischer Rassen, Sitzber. ges. Naturf. Freunde, Berlin, 1935.—6. Rensch B., Ueber den Unterschied zwischen geographischer und individueller Variabilität und die Abgrenzung von ökologischer Variabilität, Arch. Naturgesch. Berlin, 1. 1932.—7. Robson G. and Richards O., The variation of animals in nature. Pp. XVI + 425. vol. 8. London, 1936.—8. Stresemann E., Mutationsstudien, J. f. Orn., 1923—1926.

INDIVIDUAL VARIATION OF CYANOSYLVIA SVECICA (L.) AND THE PROBABLE TREND OF ITS EVOLUTION

E. V. KOZLOVA

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

This is an attempt of a study of the individual variation of Cyanosylvia svecica. Within the range of one and the same subspecies of the Bluethroat, males with differently coloured throat spots are found to breed in the same habitats. Three principal types of variants are stated. 1. Summer plumage: chin and throat blue with a white throat spot; winter plumage: whitish chin with silky white feathers on throat. 2. Summer plumage: blue chin and throat, without any spot; winter plumage: chin and throat blue, with a white throat spot. 3. Summer plumage: blue throat with a rusty red throat spot; winter plumage: whitish chin and throat with a rusty red throat spot. Attention is drawn to the fact, that the summer plumage of variant 1 is quite similar to the winter plumage of variant 2. It seems that the variant form one with white throat spot most probably resembles the primitive of Cyanosylvia svecica, from which the two other variants may have derived. The progress of the evolution of those variants was very slow, and has not yet come to an end,— many individuals are now in a state of intergradation, between type 1 and 2, 1 and 3.

Presently the different variants show a tendency to geographical differentiation. Variants 1 and 2 prevail in the southern and western portions of the area of the distribution while variant 3 (the most constant) inhabits all the northern and most of the eastern regions of the area.

There must have been a time when Northern Europe and most parts of Asia were inhabited by Cyanosylvia svecica belonging to the latter variant, with uniformly coloured upper parts. Presently the population can be split into a number of poorly differentiated geographical races, differing but slightly from each other by the general colour of the back. The geographical differentiation of variants 1 and 2 in Western and Eastern Europe is far from being completed. On the other hand, birds from the mentioned areas may be distinguished by differently coloured upper parts, and are therefore regarded as forming two different subspecies.

The author presumes, that the progress of the divergence of the two variants in Europe will show finally a complete geographical isolation. Western Europe will be inhabited by a race, distinguishable from the neighbouring east-european one not only by the general colour of the upper parts, but also by a white-throat spot in spring males; birds with a rusty-red throat spot will be confined to Eastern and Northern Europe and Asia.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 5

ЗНАЧЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЧУМНЫХ ЭПИЗООТИЯХ И В ВОЗНИКНОВЕНИИ ЛЮДСКИХ ЗАБОЛЕВАНИЙ В МОНГОЛЬСКО-ЗАБАЙКАЛЬСКОМ ЭНДЕМИЧНОМ ОЧАГЕ

В. В. КУЧЕРУК

Армейский противочумный отряд N-ской армии (нач.— майор м/с А. В. Красненков)

Работы по изучению чумы в монгольско-забайкальском эндемичном очаге имеют пятидесятилетнюю давность. Но в сводных работах по чуме в Забайкалье и МНР [10, 7] авторы ограничились только описанием зарегистрированных в очаге вспышек и эпизоотий. Подробного всестороннего анализа материала в опубликованных работах нет. Наша статья является попыткой обобщения накопившегося материала о роли различных млекопитающих в чумных эпизоотиях и о значении их как источников заболевания людей.

Среди значительного числа млекопитающих (одних грызунов насчитывается около 40 видов), населяющих степи и пустыни очага, спонтанные заболевания чумой отмечены лишь у 9 видов: 1) светлохвостый суслик (Citellus pallidicauda Satun.), 2) суслик Эверсмана (Citellus eversmanni Brandt), 3) даурский суслик (Citellus dauricus Brandt), 4) тарбаган (Marmota sibirica Radde), 5) полевка Брандта (Microtus brandti Radde), 6) узкочерепная полевка (Stenocranius gregalis Pall.), 7) тушканчик-прыгун (Allactaga saltator Eversm.), 8) даурская пищуха (Ochotona daurica Pall.), 9) степной хорек (Putorius eversmanni Less.). Кроме того 3 вида [серая крыса (Rattus norvegicus Erxl.), большая песчанка (Rhombomys opimus Lictt.), полуденная песчанка (Meriones meridianus Pall.)] являются носителями чумы в других эндемичных очагах. У мохноногого тушканчика, широко распространенного в пустынях Центральной Азии, также зарегистрирована спонтанная чума (в прикаспийском очаге).

Несомненно число видов млекопитающих, болеющих чумой в естественных условиях и тем самым поддерживающих энзоотичность очага, при дальнейшем изучении последнего значительно увеличится. В Советском Забайкалье, где эндемичная территория сравнительно невелика, спонтанная чума отмечена у 7 видов млекопитающих, а на громадной территории МНР — только у 3 видов.

Кроме литературных источников мною, по любезному разрешению зам. директора Иркутского противочумного института д-ра Н. А. Гайского, для данной работы использованы рукописные отчеты работников Института — М. И. Безруковой, М. Ф. Суворовой, Е. Я. Усовой.

Переходя к изложению фактического материала, мы должны отметить крайнюю неоднородность его. Для некоторых видов можно уже сделать ряд выводов о характере течения эпизоотий среди них, в то время как по другим видам имеются лишь единичные находки больных чумой зверьков. Задачей нашей работы является установление степени изученности вопросов эпизоотологии и контакта с человеком носителей

чумы — млекопитающих монгольско-забайкальского очага в данный момент.

Суслик Эверсмана

Спонтанная чума у суслика Эверсмана впервые зарегистрирована на западе МНР летом 1943 г. Экспериментальными работами Н. А. Гайского (личное сообщение) доказана высокая восприимчивость и чувствительность этого вида к чуме. Некоторые авторы (Гептнер, 1940) считают, что суслик Эверсмана и калифорнийский суслик (Citellus Beecheyi Rich.) являются одним видом. Калифорнийский суслик — один из основных хранителей чумы в Калифорнийском эндемичном очаге. Эти данные и тот факт, что в наиболее активных участках центрально-азиатского очага в западной Монголии суслик Эверсмана является одним из обычнейших видов, заставляют предположительно высоко оценивать его роль в поддержании энзоотичности ряда участков очага.

Светлохвостый суслик

В 1931 г. в Восточной Гоби А. А. Берлин нашел труп павшего от чумы светлохвостого суслика. Больше никаких сведений о чуме этого вида нет.

Даурский суслик

Впервые в природных условиях чумные даурские суслики были найдены в июле 1927 г. в районе ст. Бырка Забайкальской железной дороги Скородумовым. С началом более глубокого изучения эпизоотий в пределах очага роль даурского суслика в их развитии вырисовывается все заметнее. Это хорошо иллюстрируется следующими данными: среди обнаруженных в очаге больных и павших от чумы млекопитающих за период с 1911 по 1920 г. даурских сусликов не было, за период с 1921 по 1930 г. процент даурских сусликов среди чумных млекопитающих был равен 11,6%, с 1931 по 1940 г. этот процент повысился до 19,5%, а с 1941 г. и по настоящее время до 47,3%.

Даурский суслик являлся обязательным участником всех более или менее подробно изученных за последнее десятилетие эпизоотий. Нередко интенсивность эпизоотий даурских сусликов превышала интенсивность эпизоотий, протекающих на других видах (табл. 5). Особенно ясным становится это положение, если учитывать только тех зверьков, доставка которых на лабораторный стол производилась единым методом (подробнее см. ниже, в разделе об эпизоотологическом значении тарбагана).

По Лешковичу [7] в Манчжурии, которая является периферической частью монгольско-забайкальского очага, неоднократно зарегистрированы чумные эпизоотии, протекающие только на сусликах.

Даурский суслик имеет сравнительно большой индивидуальный ареал и широко использует для постоянных и временных убежищ норы других видов грызунов. Этим самым суслик несомненно способствует расширению территории, охваченной эпизоотией, и вовлечению в нее ряда других видов млекопитающих.

Все вышеизложенное заставляет очень серьезно оценивать роль даурского суслика в развитии эпизоотий на значительной части эндемичного очага; возможно, эта роль не ниже таковой тарбагана.

Тарбаган

Еще в конце прошлого века многие авторы указывали на значение тарбаганов как источника возникновения чумных заболеваний людей в

условиях монгольско-забайкальского чумного очага: Решетников (1885), Беляевский (1885), Талько-Гринцевич (1889) и др., анализируя чумные вспышки в Монголии и Забайкалье, видят причину их возникновения в контакте человека с больным чумой тарбаганом. Дудченко [5] в результате исследования чумной вспышки в северо-восточной Монголии приходит к выводу: «Тарбаганы, являющиеся в данной эпидемической вспышке первоисточником чумных заболеваний у людей, сами должны иметь возбудителем своей болезни бациллу обыкновенной чумы людей».

В данном вопросе врачи Забайкалья намного опередили своих коллег на западе. В весьма обстоятельной сводке по истории чумы в России Дербек [4], анализируя причины чумных эпидемий конца XIX в. в Прикаспии и Средней Азии, ищет их в заносе извне, из стран Востока, отрицая возможность эндемизма чумы, связанного с ее распространением среди местных грызунов.

Раннее установление врачами Забайкалья причины возникновения людских вспышек от контакта с больными грызунами (тарбаганами) объясняется хорошим знакомством местного населения с чумой. Само монгольское название чумы — «тарбагане-убучин» (тарбаганья болезнь) — показывает ту роль, которую местное население отводило тарбагану в этиологии чумы. Задолго до проникновения научной медицины местными властями осуществлялись профилактические мероприятия, препятствующие возможности контакта человека с больными тарбаганами.

Талько-Гринцевич [14] пишет: «Есть слухи, что в шестидесятых годах этого столетия Ургинский хутухта в связи с эпидемией воспретил охоту на тарбаганов и употребление их мяса». По Скрживану [12], в 1891 г. в окрестности Улясутая был падеж тарбаганов. Геген запретил охоту на них. По Палибину [8], на юго-восточной границе Халхи местными властями была воспрещена с профилактическими целями охота на тарбаганов. В фольклоре и обычаях нашло свое отражение древнее знакомство монгольских племен с опасностью заражения чумой от тарбаганов. Известны многочисленные варианты легенды о том, что тарбаган был человеком, превращенным богом в зверя, и человеческое мясо, оставшееся у него в пахах и подмышками (места наиболее частой локализации чумных бубонов), надо вырезать и нельзя употреблять в пищу. Запрещен вход в храм в одежде из тарбаганьего меха.

По Берлину [2], в наиболее древних монгольских сочинениях по тибетской медицине имеются упоминания о чуме и о связи ее с тарбаганами. Корченевский [6] сообщает о следующих обычаях монголов: 1) если кто-нибудь увидит дохнущих или больных тарбаганов, то сообщает об этом своим товарищам; 2) таких тарбаганов никто не трогает и тем более их не едят, так как знают, что после этого легко можно заразиться и умереть. Монголы считают, что чума необычайно заразна: по их представлениям стоит только прикоснуться к больному или павшему тарбагану палкой или даже взглянуть на него, чтобы заразиться.

Из вышеизложенного ясно, что в монгольско-забайкальском очаге местному населению намного раньше, чем европейским ученым была известна связь тарбаганьих эпизоотий с человеческой чумой.

Лишь тарбаган изо всех носителей чумы издревле является объектом промысла. Так называемая «второстепенная» пушнина — суслики, тушканчики и другие — начали заготавливаться всего 20—30 лет назад. Промысловые животные и их жизнь всегда хорошо знакомы промышленникам. Для тарбагана у монгол имеются четыре имени для различных половозрастных групп. В то же время все мелкие грызуны назы-

ваются одним-двумя объединяющими именами. Тарбаган — крупный зверь с дневной активностью, и поэтому всякая ненормальность в его поведении во время заболевания и сохраняющиеся долгое время трупы легко бросаются в глаза. Все это привело к тому, что местное население считает тарбагана не только основным, но и единственным источником заражения чумой.

Научная медицина пришла почти к аналогичным выводам. Почти все вспышки чумы в Забайкалье и Монголии с выясненной этиологией начинаются контактом (в основном промысловым) с больным тарбаганом. Этиология вспышек, где нет первичного контакта с тарбаганом, либо оставалась совершенно неясной, либо носила гадательный характер.

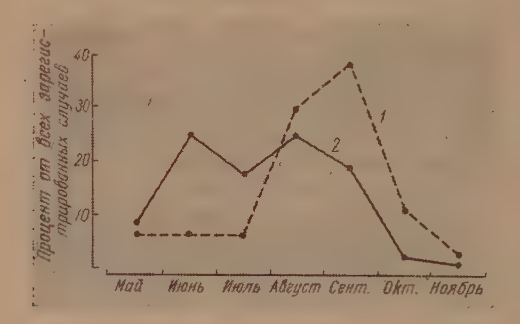


Рис. 1. Распределение частоты нахождения чумных эпизоотий тарбаганов и времени начала людских эпидемий по месяцам в монгольско-забайкальском эндемичном очаге

1 — эпидемии людей, *2* — эпизоотии тарбаганов

Основная масса эпидемий начинается в августе — сентябре, т. е. совпадает со временем промысла тарбагана. Характерно отсутствие в МНР имеющихся в Забайкалье весенних и раннелетних вспышек. Это объясняется тем, что в Забайкалье значительно более развито сельское хозяйство (заготовка сена, посевы и т. д.) и, как следствие, уже появились, кроме промыслового, и другие формы контакта человека с грызунами — носителями чумы. Можно считать, что в условиях монгольско-забайкальского очага, при современных формах хозяйства (животноводство) и широком промысле — тарбаган является основным звеном, связывающим чумные эпизоотии грызунов с заболеваниями людей.

Некоторые авторы отождествляют время наибольшей частоты людских заражений с временем наибольшего развития чумных эпизоотий. По Берлину [2], чумные эпизоотии достигают своего высшего развития к поздней осени и непосредственно предшествуют залеганию в спячку. Он же пишет: «большая часть эпизоотий и вспышек была установлена в тарбаганьих очагах не ранее июля».

Подытоживая те немногочисленные данные, которые имеются по эпизоотиям тарбагана, мы должны отметить несовпадение во времени наибольшей частоты эпизоотий тарбаганов и их интенсивности с наибольшей частотой людских заражений чумой (табл. 1, 2, 3 и рис. 1). Эпизоотии возникают примерно одинаково часто во все месяцы, начиная с мая по сентябрь включительно, причем тенденции к увеличению частоты эпизоотий к осени не заметно (табл. 3).

Таблица 1

Время начала чумных вспышек в монгольско-забайкальском эндемичном очаге (данные по Забайкалью по 1900 г., по МНР — по 1928 г. вкл.)

		Месяцы						
		май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь
Число вспышек	абс.	4	4	4	19	25	7	1
	%	6,3	6,3	6,3	29,7	39,0	10,9	1,5

Таблица 2

Время вспышек чумы в МНР с 1926 по 1936 г.
(по Берлину)

Месяцы:	июль	август	сентябрь	октябрь
Число вспышек в %	4,0	23,0	46,0	26,0

Таблица 3

Распределение чумных эпизоотий и числа найденных больных чумой тарбаганов по месяцам

		Месяцы						
		май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь
Зарегистрировано эпизоотий	абс.	3	9	6	9	7	1	1
	%	8,9	25,0	17,1	25,0	18,3	2,3	2,3
Найдено чумных тарбаганов		3	12	13	18	14	1	1
Среднее число тарбаганов на одну эпизоотию		1	1,3	2,2	2,0	2,0	1	1

Остановимся теперь на роли тарбагана в эпизоотологии чумы в монгольско-забайкальском эндемичном очаге. Вполне естественно, что вследствие того колоссального значения, какое имеет тарбаган как источник заболевания людей, исследователи (Заболотный, Берлин и др.) считали, что он и является тем видом, на котором в основном протекают эпизоотии в степи. В 1911 г. Заболотный впервые бактериологически обнаружил чуму у тарбаганов.

С 1911 по 1925 г. в монгольско-забайкальском очаге не было обнаружено ни одного случая спонтанной чумы других млекопитающих, хотя за этот же период было найдено 13 экземпляров чумных тарбаганов.

В 1926 г. Кукушкину удается найти спонтанную чуму у монгольского тушканчика, и с этого времени по 1944 г. в забайкальско-монгольском очаге регистрируются спонтанные заболевания чумой еще у 8 видов млекопитающих. Чем более углубленными становятся исследования, тем меньший процент среди обнаруживаемых спонтанно болеющих чумой млекопитающих падает на тарбагана (табл. 4).

До самых последних лет изучение очага ограничивалось исследованием единичных случайно находимых павших или больных чумой мле-

Таблица 4

Количество тарбаганов среди всех обнаруженных в очаге спонтанно больных чумой млекопитающих

	Время			
	1911—1920 гг.	1921—1930 гг.	1931—1940 гг.	с 1941 г.
Найдено чумных млекопитающих	3	43	41	—
Из них тарбаганов в %	100	72,9	53,4	47,3

копитающих и лишь в последнее десятилетие началось более детальное изучение эпизоотий. Первые эпизоотии, в которых было отмечено участие нескольких видов млекопитающих, обнаружены в 1928 г. Скородумовым [10] и в 1929 г. Петровским [9]. Начиная с 1939 г. во всех зарегистрированных эпизоотиях отмечалось заболевание нескольких видов.

Работниками Иркутского противочумного института было обнаружено, что интенсивность тарбаганьих эпизоотий не высока (максимум 6,8—7,8% зараженных) и нередко ниже, чем интенсивность эпизоотий других вовлеченных в нее видов грызунов (табл. 5). Это положение

Таблица 5

Интенсивность эпизоотий у различных видов млекопитающих в забайкальско-монгольском эндемичном очаге

	Тарбаганы		Тарбаганы		Суслики даурские		Пищухи даурские		Степные хорьки	
	исследовано	% зараженных	поймано	% зараженных	поймано	% зараженных	поймано	% зараженных	поймано	% зараженных
№ 1 (данные за сентябрь) . . .	117	6,8	—	—	48	12.5	525	0,94	23	4,3
№ 2	567	0,88	555	0	827	0,12	5923	6,0	—	—
№ 3	—	0,4	—	—	—	0,5	—	0.06	—	—
№ 4	89	7,8	79	1,3	670	1,05	2686	0	—	—

становится особенно ясным, если принимать во внимание лишь грызунов, исследованных в районе эпизоотии одинаковыми методами. Обычно основная масса чумных культур выделяется из найденных трупов или явно больных зверьков, и крайне редки культуры выделенные из отловленных капканом или отстреленных тарбаганов. По литературным источникам мне удалось установить 44 случая выделения чумной культуры из трупов и явно больных тарбаганов и только две культуры были выделены из тарбаганов, не имевших внешних признаков заболевания.

Чумных трупов других видов грызунов в условиях монгольско-забайкальского очага почти не найдено. Это в значительной степени объясняется необычайно быстрым уничтожением трупов мелких грызунов жуками мертвоедами. Подавляющее большинство чумных грызунов

других видов обнаружено лабораторным исследованием при массовом отлове на энзоотичной территории.

Сравнивая процент зараженных среди различных видов грызунов, отловленных на территории эпизоотии, мы видим, что этот процент у тарбагана в ряде случаев ниже, чем у даурского суслика, а следовательно и интенсивность эпизоотии тарбаганов ниже интенсивности эпизоотии сусликов. Для тарбаганов характерны гнездные эпизоотии; нередко подобные эпизоотии, даже в местах с большими плотностями тарбаганов, протекают, захватив всего несколько бутанов и не распространяясь более широко. Скородумов [10], исследовав подобную эпизоотию, пишет: «При дальнейшем исследовании этой пади в ней ни разу не удалось обнаружить чумных тарбаганов и, повидимому, распространение чумной эпизоотии среди этого густо населенного тарбаганами участка не произошло».

Из этого видно, что с начала научного изучения очага ни разу не был зарегистрирован массовый падеж тарбаганов чумного происхождения. Все сведения о массовом, предположительно, чумном падеже тарбаганов на широкой площади основываются на опросных данных.

Очевидно, что в сохранении и распространении чумной инфекции в степях монгольско-забайкальского очага ряд видов грызунов играет не меньшую роль, чем тарбаган, а значение последнего сильно преувеличено. Это объясняется тем, что трупы тарбаганов вследствие своей величины дольше сохраняются и во много раз заметнее трупов других грызунов.

Тушканчик-прыгун

Известны две находки больных чумой тушканчиков в естественных условиях: в с. Акурай в сентябре 1926 г. (Кукушкин), и в районе ст. Хада-Булак в сентябре 1927 г. (Скородумов). Было найдено по одному больному зверьку и связи с эпизоотиями других видов не установлено.

Изучение чумных эпизоотий, проводимое в последние годы, новых данных по спонтанной чуме этого вида не дало. Повидимому, вследствие относительной редкости тушканчика-прыгуна в пределах очага и острого течения чумных заболеваний у этого вида, он является факультативным (может быть и регулярно вовлекаемым в эпизоотии) носителем чумы, и значение его в поддержании энзоотичности очага ничтожно. С человеком тушканчик-прыгун контактирует лишь случайно, а поэтому значение его как источника заболевания людей также весьма невелико.

Мохноногий тушканчик

Спонтанная чума у мохноногого тушканчика в пределах прикаспийского очага регистрировалась неоднократно, но роль его в поддержании энзоотичности данного очага очень мала (Казанцева и Фенюк, 1937). Так же как и тушканчик-прыгун, этот вид, являясь факультативным носителем чумы, лишь вовлекается в эпизоотии, а не поддерживает их.

Спонтанно больных чумой мохноногих тушканчиков в пределах Монголии до настоящего времени не найдено.

Серая крыса

Значение крыс как хранителей чумы хорошо известно. Крысы служат почти единственным источником «портовой» чумы. В некоторых очагах (индийский) они одновременно являются и основным хранителем чумной инфекции и основным источником людских заражений.

В условиях монгольско-забайкальского эндемичного очага спонтанной чумы крыс не обнаружено.

В ряде районов очага крысы с большой плотностью населяют некоторые естественные стации и быстро заселяют все постройки стационарного типа. Тесный контакт крыс (общие норы) с одним из основных носителей чумы в очаге — даурским сусликом — и постоянная миграция крыс из степи в жилье человека заставляют считать их важным звеном, могущим легко перенести инфекцию из степи в населенные пункты и широко рассеять ее в последних.

Полевки (полевка Брандта и стадная полевка)

Уже первые исследователи, начавшие непосредственно работать в степях очага и пытавшиеся объяснить причины эндемичности чумы, не могли пройти мимо попытки определения роли мелких грызунов, в огромных количествах населяющих степи Монголии и Забайкалья. Дудченко [5], вполне четко говоривший об идентичности чумы тарбагана и человека, считал, что тарбаган играет большую роль в чумных вспышках только потому, что служит предметом охоты, и, если бы люди охотились на мелких грызунов, то не менее часто заражались бы чумой от них.

Это высказывание сочувственно цитируется Этмаром [15], который придерживается аналогичной концепции.

Сукнев [13] провел эксперименты по заражению чумой полевок, которых он называл хомяками. По его материалам, среди полевок встречались невосприимчивые экземпляры, но в массе они чувствительны к чуме, и при пассаже через их организм вирулентность чумы увеличивается. Эндемичность чумы в очаге объясняется им циркуляцией ее возбудителя среди мелких грызунов. По его мнению полевки, населяя со значительной плотностью степи Забайкалья, по всей вероятности являются настоящими хранителями и разносчиками чумы, которую они постоянно, путем перепассирования, сохраняют в своем организме.

Обнаружить спонтанные заболевания чумой у этих зверьков удалось лишь в 1928 г. 8—12 июля 1928 г. Скородумов нашел в районе ст. Бырка 10 спонтанно больных чумой полевок (6 стадных полевок и 4 полевки Брандта) из 450 мелких грызунов. Сказать что-либо определенное об интенсивности эпизоотии среди полевок (т. е. определить процент зараженных) нельзя, так как отловленные живыми грызуны были помещены в общие клетки.

В 1929 г. на том же участке «за весь летний период при массовом исследовании грызунов, нам пришлось обнаружить только один случай спонтанной чумы у полевок (вскрыто было около 1000). Этот случай указывает на слабую распространенность среди них чумного вируса, хотя для широкого развития эпизоотии, казалось, имеются благоприятные условия — тесный контакт нор полевок между собой, обилие эктопаразитов» (Скородумов).

Экспериментальные работы по чуме стадной полевки (Скородумов [11]) показали, что полевки могут заражаться чумой при введении в них самых малых доз чумных микробов. Эта восприимчивость не является абсолютной: среди полевок встречаются особи, не заболевающие чумой даже при введении значительного количества чумного вируса. При проведении пассажей через полевок Скородумов получил ослабление вирулентности культуры. Последний вывод противоречит аналогичным опытам Сукнева.

Бекренева [1], проведя опыты по заражению чумой полевок Брандта, пришла к следующим выводам: «Среди этих грызунов встречаются

экземпляры невосприимчивые к чуме, которые, несмотря на значительные дозы вводимой чумной культуры, остаются живыми, тогда как другие особи при той же дозе гибнут с различными явлениями геморагической септицимии. Возможно предположить, что у полевок имеется некоторая невосприимчивость к чуме, которая выражается в различной индивидуальной сопротивляемости, особенно к минимальным дозам чумного микроба».

Численность полевок, особенно полевок Брандта, по годам колеблется в несколько сот раз. Наряду с увеличением численности происходит выравнивание плотностей полевок на различных участках степи. В годы низкой численности плотность полевок в различных стациях разнилась в 60—100 раз (1941 г., восток МНР); в годы пика численности эта разница едва достигала 5—6 раз (1944 г., там же). Несомненно, что резкое изменение численности полевок по годам, соединенное с подобным выравниванием плотности на обширных территориях, создает в годы пика численности благоприятные условия для широкого рассеивания чумного вируса по степи.

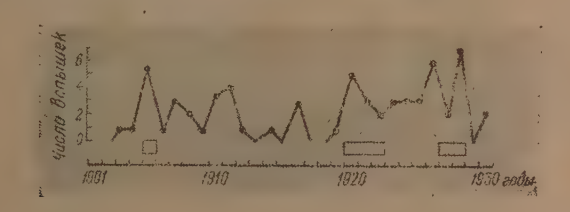


Рис. 2. Увеличение частоты чумных вспышек в годы массового количества полевок. □ — годы массового количества полевок

Чем больше в очаге эпизоотичных точек и чем шире они распространены по территории, тем больше вероятность заражения людей. Следовательно, частота людских эпидемий в значительной степени отражает эпизоотическое состояние очага. По разбросанным в литературе данным удалось установить, что годы, в которые возникало большое количество людских эпидемий, одновременно были и годами высокой численности полевок (рис. 2). Высказанное выше предположение подтверждается также теми скудными данными, которые имеются в настоящее время. Все это заставляет обратить самое серьезное внимание на углубленное изучение роли полевок в эпизоотологии чумы в очаге, а следовательно и на их роль в поддержании энзоотичности очага. Интерес к этому вопросу усугубляется еще и тем обстоятельством, что с появлением стационарных построек и переходом населения к земледелию контакт людей с полевками резко усилится, а поэтому так же резко возрастет эпидемиологическое значение полевок.

Большая песчанка

Большая песчанка является основным носителем чумы в среднеазиатском эндемичном очаге. Никаких конкретных указаний по эпизоотологии чумы у этого вида в нашем очаге автор найти не смог.

Полуденная песчанка

Работами В. Н. Федорова с сотрудниками было установлено, что полуденная песчанка является основным хранителем чумы в песчаных массивах Прикаспия.

Чумные эпизоотии у этого вида текут непрерывно, давая в году два обострения: весеннее (апрель — май — июнь) и осеннее (октябрь). Интенсивность эпизоотий сравнительно невелика и процент больных чумой зверьков в популяции колеблется от 0,15 до 1,43%.

Тем не менее В. Н. Федоров считает, что энзоотичность песков самостоятельна и поддерживается полуденной песчанкой. В условиях монгольско-забайкальского энзоотичного очага чумных полуденных песчанок в природе не найдено, но отрицать роль этого вида в сохранении энзоотичности данного очага на наш взгляд преждевременно.

Пищуха даурская

Спонтанная чума даурской пищухи впервые обнаружена в 1939 г. Н. А. Гайским. При детальном изучении чумных эпизоотий в последние годы несколько раз отмечалось участие в них даурской пищухи. Несмотря на то, что в районах этих эпизоотий даурская пищуха была основным, резко преобладающим видом среди грызунов, интенсивность ее эпизоотий, по сравнению с интенсивностью эпизоотий других видов, во всех случаях была наименьшей (табл. 5).

Н. А. Гайский и Н. Д. Алтарева [3], в результате анализа эпизоотологических данных и собственных экспериментальных исследований, пришли к следующим выводам: 1) опыты по накожному и подкожному заражению даурской пищухи большими дозами вирулентных чумных культур говорят о незначительной восприимчивости этого вида к чумной инфекции; 2) эта незначительная восприимчивость пищух к чуме при экспериментальном заражении находит свое подтверждение и в наблюдениях за течением эпизоотий на этом грызуне; его эпизоотии носят вторичный, пассивный характер, возникая и заканчиваясь в тесной зависимости от течения эпизоотий на основных носителях чумы в Забайкалье и Монголии — тарбагане и даурском суслике, вследствие наличия тесного биологического контакта между последними и пищухой и обмена паразитами между ними; 3) будучи наиболее распространенным грызуном в Забайкалье и Монголии, пищуха способствует более широкому охвату территории чумной эпизоотией, увеличивая количество чумного вируса на пораженной площади; 4) определенных данных, указывающих на значение пищухи в эпидемиологии забайкальских и монгольских чумных вспышек, не имеется.

Повидимому даурская пищуха — вид, факультативно вовлекаемый в эпизоотии, и сколько-нибудь самостоятельного значения в поддержании энзоотичности очага не имеет.

Единственной не случайной формой контакта человека с пищухой оказывается сбор сена, заготавливаемого осенью зверьками, производимый населением с примитивным животноводческим хозяйством. Случаи других форм контакта с человеком настолько редки, что практически не имеют значения.

Вследствие нерегулярного вовлечения в эпизоотии, незначительной интенсивности эпизоотий и случайных форм контакта с человеком даурская пищуха не имеет большого значения ни как хранитель чумной инфекции в очаге, ни как источник чумных заболеваний людей.

Степной хорек

На долю степных хорьков приходится около 3% (иногда 4,3%) культур, выделенных в пределах очага. В условиях монгольско-забайкальского очага степной хорек оказывается видом, часто вовлекаемым в чумные эпизоотии. На хищников обычно переходит значительное ко-

личество эктопаразитов с отловленной добычи, а поэтому хорьки, имеющие очень большой индивидуальный ареал (по сравнению с грызунами) и посещающие множество чужих нор, несомненно растаскивают инфицированных блох, способствуя этим появлению новых эпизоотических точек.

Степной хорек — промысловый вид и, следовательно, может быть источником людских заболеваний.

По представлениям тибетских медиков, тарбаганы, укушенные во время спячки хорьком, заболевают чумой.

Выводы

1. Громадная территория, занимаемая монгольско-забайкальским (центральноазиатским) энзоотичным очагом, крайне разнообразна по своим ландшафтам, видовому составу грызунов и по характеру животных биоценозов. Видовой состав основных носителей чумы различен в разных участках, поэтому характер течения эпизоотий и формы контакта грызунов — носителей чумы с человеком в разных участках очага должны быть не одинаковы.

2. Степень изученности вопросов эпизоотологии в очаге крайне мала. Для основной территории очага характерно протекание чумных эпизоотий одновременно на нескольких видах млекопитающих. Для выделения группы основных хранителей чумы и группы видов, вовлекаемых в чумные эпизоотии, имеющихся материалов по эпизоотологии очага недостаточно.

3. Основным источником людских заболеваний чумой на большей части территории очага является тарбаган. Но вместе с тем значение тарбагана в поддержании энзоотичности очага явно переоценивается. На основании имеющихся материалов можно сказать, что тарбаган не является единственным и основным источником энзоотии.

Литература

1. Бекренева Н. Н., О локализации B. pestis в органах полевок Забайкалья при экспериментальной чуме, Сборник работ противочумной организации Восточно-Сибирского края, Иркутск, т. I, 1933. — 2. Берлин А. А., Краткое руководство по борьбе с чумой, Медгиз, М. — Л., 1940. — 3. Гайский Н. А. и Алтарева Н. Д., Даурская пищуха как носитель чумной инфекции на территории забайкальско-монгольского энзоотического очага, Известия Иркутского гос. противочумного института Сибири и Дальнего Востока, т. V, 1944. — 4. Дербек, История чумных эпидемий в России с основания государства до настоящего времени, Петербург, 1905. — 5. Дудченко-Колбасенко, Об исследовании чумных заболеваний в Забайкальской области в 1908 г. в связи с тарбаганьей чумой, Вестник общественной гигиены, судебной и прикладной практической медицины, 1909. — 6. Корченевский В. Г., К вопросу о чуме на Дальнем Востоке, Русский врач, № 43, 1905. — 7. Лешкович Л. И., Чума в Монголии, Сборник научных работ, т. I, издание Минздрава МНР, Улан-Батор, 1941. — 8. Палибин И. В., Предварительный отчет о поездке в Восточную Монголию и застенные части Китая, Известия РГО, вып. I, 1901. — 9. Петровский В. Л., О спонтанной чуме хорька в Забайкалье, Сборник работ противочумной организации Восточно-Сибирского края за 1929—1931 гг., т. I, Иркутск, 1933. — 10. Скородумов А. М., Очерки по эпидемиологии чумы в Забайкалье и Монголии, Верхнеудинск, 1928. — 11. Скородумов А. М., Результаты противочумного обследования Агинского аймака Бурятии в 1929 г., Сборник работ противочумной организации за 1929—1931 гг., т. I, Иркутск, 1933. — 12. Скрживан О., Наши сведения о тарбаганьей чуме, Русский архив патологической, клинической медицины и бактериологии, вып. VI, 1901. — 13. Сукнев В. В., Организация и результаты обследования Забайкальского эндемичного очага чумы в 1923 г., Чита, Дальздрав, 1923 г. — 14. Талько-Гринцевич Ю. Д., О чумных заболеваниях в Монголии, Труды Троицко-Савского Кяхтинского отд. Приамурского отд. РГО, вып. I—II, 1899. — 15. Этмар Г. Г., Доклад о деятельности отряда по наблюдению за тарбаганьим промыслом, преобразованного впоследствии в противочумный отряд, 1920 г., Мед. журнал Забайкальского об-ва врачей, № 1—2—3, 1922.

THE RELATIVE SIGNIFICANCE OF DIFFERENT MAMMALS IN PLAGUE EPIZOOTICS AND IN THE ARISING OF HUMAN PLAGUE CASES IN THE MONGOL-TRANSBAIKALIAN ENDEMIC FOCUS

V. V. KUCHERUK

From the Antiplague Unit of the N-Army (Chief — Major A. V. Krasnenkov)

Summary

1. The immense territory occupied by the Mongol-Transbaikalian (Central Asiatic) enzootic focus of plague varies greatly in respect of its landscape, species composition of the rodents inhabiting it and the character of its animal biocoenoses. The species composition of the chief plague-carriers is different for different parts of the territory and consequently the character of the evolution of the epizootics and the forms of the contact of the rodents — carriers of plague — with man must be different in the different areas of the enzootic territory.

2. The epizootologic problems have been studied in a very slight degree in the focus. The simultaneous epizootic prevalence of plague among several different species is characteristic of the main territory of the focus. The data at hand pertaining to the epizootology of the focus is not sufficient for determining the group of the main rodent species, which form the reservoir of plague, and the groups of species involved in the plague epizootics.

3. The chief source of human plague cases on the greater part of the territory of the focus is the tarbagan. At the same time, it should be stated that the significance of the tarbagan in the keeping up the enzootic character of the focus is greatly overrated. On the ground of the available materials it may be affirmed that the tarbagan is neither the only nor even the main source of the enzootics.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Ответственный редактор акад. *Е. Н. Павловский*

Подписано в печать 19. X. 1945 г. Объем 4 печ. л. 6,5 уч.-изд. л.
А22309 Тираж 1 800 экз. Цена 8 руб. Зак. 699

2-я типография Издательства Академии Наук СССР,
Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 8 руб.